VERGLEICHEND-MORPHOLOGISCHE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS PERIANTH BEI DEN POLYCARPICAE

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Freien Universität Berlin

Vorgelegt

von

Paul Hiepko

aus

Quedlinburg

1964

1965

1. Referent: Professor Dr. sci. nat. Theo Eckardt

2. Referent: Professor Dr. rer. nat. Jakob Reinert

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 5. Nov. 1964

Tag der Promotion: 31. JULI 1965

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

Bot. Jb.	84	3	359—426	Stuttgart, 16. Juli 1965

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Freien Universität Berlin

Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae

I. Teil*)

Von **Paul Hiepko**, Berlin

Mit Tafel 20—21 sowie 26 Abbildungen im Text

Inhalt

Seite

A. Einleitung 359
I. Die Theorien über die Entstehung der Blütenhülle 360
II. Die Kriterien zur Lösung der Frage nach der Herkunft der Petalen . 363
III. Die Gliederung der Polycarpicae 366
B. Hauptteil 367
I. Untersuchungsziel 367
II. Material und Methoden 368
III. Spezielle Untersuchungen 369
Ranunculales 369
1. Ranunculaceae 369
a) Die Gliederung der Familie 369
b) Die Terminologie des Ranunculaceen-Perianths 370
c) Beschreibung der einzelnen Gattungen 373
Hydrastidoideae 373
Helleboroideae 375
Ranunculoideae 392
d) Zusammenfassung 404
2. Paeoniaceae 407
Tafelerklärungen 410
Abbildungen 411

A. Einleitung

Das Perianth ist ein auffallender und charakteristischer Teil der Angiospermenblüte. Die Ausbildung der Blütenhülle war deshalb von alters her für die Systematik der Angiospermen von besonderer Bedeutung. Nach Drude

*) D 188 (gekürzte Fassung).

(1887, S. 245) gilt die Blütenhülle „in der Gruppirung der Blüthenpflanzen als Merkmal ersten Ranges". Auch in neueren Systemen werden große Gruppen nach den verschiedenen Arten der Perianthausbildung gegliedert, so z. B. bei Němejc (1956) und im System der Monokotyledonen von Hutchinson (1959, Bd. II).

Die häufige Verwendung der verschiedenen Ausbildungsformen der Blütenhülle zur Gliederung größerer Teile oder sogar der Gesamtheit der Angiospermen im Rahmen phylogenetischer Systeme läßt vermuten, daß die Frage nach der Herkunft des Perianths (Perigon, Kelch und Krone) weitgehend beantwortet ist. Das ist jedoch nicht der Fall. Besonders uneinheitlich und widersprüchlich sind die Hypothesen zur Deutung der Petalen. „Man darf sogar behaupten, daß das Problem der Entstehung der Blumenkrone eines der schwierigsten und verworrensten in der ganzen Morphologie der Angiospermen ist" (Takhtajan 1959, S. 80).

I. Die Theorien über die Entstehung der Blütenhülle

Die folgende kurze Darstellung der verschiedenen Theorien über die Entstehung der Blütenhülle kann sich weitgehend auf die den Dikotyledonen gewidmete Literatur beschränken, da für das Monokotylenperianth eine neue Zusammenfassung von Leinfellner (1963) vorliegt.

Es sind im wesentlichen vier Deutungen zu unterscheiden, die alle von der klassischen Blütentheorie ausgehen:

1. Kelch und Krone aus Hochblättern entstanden,
2. Kelch und Krone aus Staubblättern entstanden,
3. Kelch aus Hochblättern und Krone aus Staubblättern entstanden,
4. Kelch aus Hochblättern entstanden, Krone verschiedener Herkunft.

Die Gegner der Euanthientheorie kommen ebenfalls zu unterschiedlichen Ansichten, die jedoch, wenn man von der abweichenden Homologisierung der Stamina mit monostaminalen Blüten oder anderen Achsengebilden absieht, meist mit einer der oben angegebenen Deutungen übereinstimmen.

1. Theorie: Kelch und Krone aus Hochblättern entstanden

Als Urheber dieser Ansicht wird oft Goethe angegeben (Troll 1927, Takhtajan 1959, S. 80, Kaussmann 1963, S. 474, Leinfellner 1963). Goethe weist in der „Metamorphose der Pflanzen" (1790), um die Blattnatur der Perianthteile zu erhellen, auf die engen morphologischen Beziehungen zwischen Kelch- und Kronblättern hin (§ 42), den noch engeren Zusammenhang zwischen den Kron- und Staubblättern hebt er jedoch an zwei Stellen besonders hervor (§§ 46 und 120). Er wäre also eher zu der Gruppe von Autoren zu rechnen, welche die Petalen als metamorphosierte Stamina ansehen (vgl. auch Arber 1937 und 1950, S. 55).

Prantl (1887) leitet das Perianth in seiner Gesamtheit von Hochblättern

ab. Kelch und Krone entstanden demnach durch Differenzierung aus einer ursprünglich einfachen Blütenhülle. Nur die nektarsezernierenden Petalen der Ranunculaceen, Berberidaceen und verwandter Familien sind nach PRANTL durch Umbildung von Staubblättern entstanden. Er prägte für diese deshalb den indifferenten Namen „Honigblätter" (S. 227). In dieser Arbeit wird die exaktere Bezeichnung „Nektarblatt" verwendet werden (nach JANCHEN 1949).

Auf Grund von Nervaturstudien an Blütenhüllblättern kam GLÜCK (1919, S. 356) zu der gleichen Überzeugung wie PRANTL: „Kelchblätter, Kronblätter und Perigonblätter sind als metamorphisierte Laubblätter zu betrachten". Er führte in sehr vielen Fällen sogar eine eingehende Homologisierung der Perianthblätter mit bestimmten Abschnitten des Laubblattes durch. Aber auch GLÜCK machte mit den uns hier besonders interessierenden Ranunculaceen eine Ausnahme. Bei diesen soll „die Bildung der Kronblätter wahrscheinlich erst sekundär aus Staubgefäßen stattgefunden" haben (S. 556).

Die von PRANTL und GLÜCK angenommene staminale Herkunft der Nektarblätter der Berberidaceen (nur PRANTL) und Ranunculaceen wurde nun wiederum von TISCHLER (1902) und BROULAND (1935, S. 240) abgelehnt. VELENOVSKÝ (1910, S. 918 ff.) ist ebenfalls ein Gegner dieser Ansicht. Für ihn entwickelten sich Kelch und Krone aus einem brakteoiden Perigon. VELENOVSKÝ hielt die Kronblätter nur in wenigen Ausnahmefällen für petaloide Staminodien, so z. B. bei *Mesembryanthemum*. Die Nektarblätter der Ranales deutete er als „sekundäre Metamorphosen aus dem Kronblattkreis" (S. 919). (Vgl. auch SCHAFFNIT 1904, TRAPL 1912 und BUSSE 1914.)

Von den Vertretern der Pseudanthientheorie ist NEUMAYER (1924) hier einzuordnen. Alle einfachen Blütenhüllen faßte er als „Androphyllkreis" auf. (Androphylle sind Tragblätter von Androkladien, d. h. von Stamina.) Petalen entstanden durch sekundäre Vermehrung der Androphylle, sind also diesen homolog.

2. Theorie: Kelch und Krone aus Staubblättern entstanden

Die entgegengesetzte Auffassung, nach der Kelch und Krone der Dikotyledonen staminaler Herkunft sein sollen, wurde relativ selten vertreten. ČELAKOVSKÝ ist der prominenteste Vertreter dieser Hypothese. Nachdem er zunächst (1896) das Perianth der Monokotyledonen von Hochblättern abgeleitet hatte, vertrat er nach weiteren Untersuchungen (1901) die Ansicht, daß sämtliche Perianthformen aller Angiospermen aus Staubblättern hervorgegangen seien. Perigon und Kelch hielt er für phylogenetisch ältere Bildungen. Die Blumenkrone entstand erst später durch erneute Umbildung weiterer Stamina. Diese Theorie wurde in der gleichen Form nur von WORSDELL (1903) übernommen (zitiert nach RENDLE 1903).

NĚMEJC (1956) leitet bei einem großen Teil der Angiospermen das gesamte Perianth vom Androeceum ab. Er unterscheidet zwischen zwei Blüten-

typen, den homogenen Blüten, die primär nur aus Sporophyllen bestanden, und den heterogenen Blüten, die ursprünglich mit einer Hochblatthülle versehen waren. Die Polycarpicae und große Teile der choripetalen und sympetalen Dikotyledonen sowie die Monokotyledonen besaßen nach Němejc homogene, d. h. ursprünglich nackte Blüten. Das Perianth soll hier durch Umbildung von Staubblättern entstanden sein.

3. Theorie: Kelch aus Hochblättern und Krone aus Staubblättern entstanden

Die Auffassung von der staminalen Herkunft der Petalen, die, wie schon erwähnt, bereits bei Goethe (1790) angedeutet ist, wurde zuerst von De Candolle (1813, 1817) deutlich formuliert: «les pétales sont des etamines avortées ou transformées au même titre et d'une manière au moins aussi claire que les épines sont des branches avortées, opinions admises par presque tous les naturalistes» (1817, S. 396).

In der gleichen Arbeit unterscheidet De Candolle zwischen zwei Möglichkeiten der Umbildung von Stamina in Petalen. Einmal führt die Verbreiterung des Filamentes bei gleichzeitiger Reduktion der Anthere zur Entstehung eines Kronblattes, in anderen Fällen wird die Antherenregion flächig und petaloid. Diese Vorstellung wurde später besonders von Troll (1927, 1928 und 1957) ausgearbeitet und illustriert.

Über die morphologische Natur der typischen Sepalen bestand unter den Autoren seit Goethe weitgehend Einigkeit. „Die Kelchblätter sind nichts anderes als in den Verband der Blüte aufgenommene Hochblätter." Dieser von Troll (1957, S. 27) so klar formulierten Auffassung wurde nur sehr selten widersprochen. Es sei hier nur an Čelakovský, Worsdell (alle Sepalen staminaler Herkunft) und Němejc (bei einem Teil der Angiospermen staminale Sepalen) erinnert. In neuester Zeit wurde eine ähnliche Ansicht von der Staubblatt-Herkunft der Kelchblätter durch Emberger (1960, S. 348 f.) vertreten.

Von einigen Abweichungen in Einzelheiten abgesehen waren viele Autoren von der heterogenen Natur aller gegliederten Blütenhüllen der Angiospermen überzeugt: Nägeli 1884, Drude 1887, Rendle 1903, Murbeck 1918, Troll 1928, Domke 1934, Bancroft 1935, Nelson 1954 und Firbas 1962.

Obwohl Krečetovič (1952) die Blüte der Angiospermen für ein Organ sui generis und die Stamina für Achsengebilde („Mikrosporangiophore") hält, faßt er die Petalen als sterile, flächig gewordene Stamina auf, während er die Sepalen als die einzigen Blätter der Blüten ansieht.

4. Theorie: Kelch aus Hochblättern entstanden, Krone verschiedener Herkunft

Die eben genannten Autoren deuteten sämtliche Petalen als staminale Gebilde. Nach einer heute ziemlich weit verbreiteten Ansicht sind die Kronblätter verschiedener Gruppen der Dikotyledonen morphologisch und phylogenetisch nicht gleichwertig. Nach Koso-Poljanski (1922, zitiert nach Takhta-

JAN 1959) gibt es neben den von Stamina abzuleitenden „Andropetalen" noch aus Hochblättern entstandene „Brakteopetalen". Die Ansicht von der unterschiedlichen morphologischen Wertigkeit der Kronblätter der Dikotyledonen ist keineswegs neu. Sie wurde schon im vorigen Jahrhundert von mehreren Autoren vertreten: BAILLON 1871, GOEBEL 1886 und PAX 1890. Später trat diese Theorie immer mehr in den Vordergrund. Die folgenden Systematiker und Morphologen äußerten sich in ihrem Sinne: FEDDE 1901, ARBER und PARKIN 1907, HALLIER 1912, SPRAGUE 1925, ENGLER 1926 (S. 4), SMITH 1926 und 1928, SCHMIDT 1928, EAMES 1931 und 1961, WILSON und JUST 1939, DIELS 1942/50, GUNDERSEN 1950, PURI 1951, TAKHTAJAN 1959, CRONQUIST 1961 und andere Autoren.

Auf der Grundlage einer Pseudanthientheorie kamen WETTSTEIN (1935) und JANCHEN (1950) zu der gleichen Überzeugung.

MATTFELD (1938) unterschied in seiner eigens dem Perianth gewidmeten Arbeit zwischen Blumenblättern, die aus ganzen Staubblättern entstanden sind und solchen, die basalen Teilen, d. h. Nebenblättern von Stamina entsprechen (Caryophyllaceen-Typ). ROTH (1959, 1962) glaubte auf Grund histogenetischer Untersuchungen die Petalen von *Primula* und *Armeria* auch als nebenblattartige Bildungen deuten zu müssen: „Auf Grund ihrer Histogenese sind die Kronblätter von *Armeria* vollkommen mit denen von *Primula* zu vergleichen. Sie stellen wie diese dorsale Blattausgliederungen (vielleicht dorsale Medianstipeln?) dar und dürfen auf keinen Fall als selbständige Blattorgane betrachtet werden" (1962, S. 229). Diese Auffassung wurde jedoch von SATTLER (1962) durch ausgedehnte vergleichende Untersuchungen innerhalb der Primulales überzeugend widerlegt.

Es ist im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, auf die vielen neueren Hypothesen über die Phylogenie und die morphologische Natur der Angiospermenblüte einzugehen, die fast alle direkt oder indirekt die Frage der Perianthentstehung berühren.

II. Die Kriterien zur Lösung der Frage nach der Herkunft der Petalen

Zur Lösung des hier vorliegenden Homologieproblems ist die Anwendung der verschiedenen Homologiekriterien notwendig (vgl. REMANE 1956, ECKARDT 1964 b und SATTLER 1964). Für sehr viele Autoren war das Kriterium der Verbindung von unterschiedlichen Strukturen durch Zwischenformen oder Übergangsformen (3. Homologiekriterium: Stetigkeitskriterium) zur Entscheidung dieser Frage wichtig. Bei der Deutung der Sepalen spielte dasselbe Kriterium eine hervorragende Rolle (TROLL 1928: *Helleborus*, 1957: *Paeonia;* ARBER 1950 u. a.).

Als Beweis für die staminale Natur der Petalen wurden oft die in normalen Blüten auftretenden Übergangsformen zwischen Petalen und Stamina angeführt (ČELAKOVSKÝ und TROLL: *Nymphaea*, DIELS 1910: Menispermaceae,

Baillon 1871 und Murbeck 1918: Ranunculaceae, Himmelbaur 1913 und Leinfellner 1955: *Berberis*). In vielen Fällen wurden die Füllungserscheinungen und die dabei fast regelmäßig auftretenden Formen halbpetaloider Stamina bei verschiedenen Blüten als wichtiges Argument für die Ableitung der Kronblätter von Staubblättern gewertet, so z. B. von Goethe 1790, De Candolle 1817, Goebel 1886, Čelakovský 1901, Troll 1927 und 1957, Emberger 1960 u. a.

Nach Ansicht von Mattfeld (1938) bezeugen die Füllungen jedoch nichts weiter als die Blattnatur der Stamina und sind deshalb für die Lösung der Frage nach der Herkunft der Petalen ganz unbrauchbar. Ähnliche Kritik äußerten Neumayer (1924) und Krečetovič (1952), die beide den chimärenartigen Charakter gewisser Zwischenformen betonen. Während Neumayer in den manchmal zu beobachtenden halbpetaloiden Stamina, bei denen das Petalengewebe gegen das des Staubblattes ± scharf abgegrenzt ist, einen Beweis gegen die staminale Herkunft der Petalen sah, wertete Krečetovič die von ihm bei *Geum hybridum* gefundenen „Sektorialchimären", bei denen Sepalen- und Petalengewebe scharf aneinander angrenzen, als Argument für die heterogene Natur der Kelch- und Kronblätter.

Die Gestalt der normalen Petalen spielte bei der Beurteilung der Zusammenhänge zwischen Sepalen, Petalen und Stamina selbstverständlich auch eine große Rolle (2. Homologiekriterium: Qualitätskriterium). So weist Mattfeld beispielsweise auf die Petalen von *Cabomba* hin, die deutliche Anklänge an die Staubblattgestalt zeigen. Damit in Verbindung steht die außerordentliche Schmalheit der Ansatzfläche typischer Petalen, die mit der der Stamina zu vergleichen ist, während die Sepalen einer ausgeprägt heterochlamydeischen Blüte meist an der Basis ihre größte Breite erreichen (Čelakovský, Troll, Mattfeld).

Die häufig auftretende Ausrandung am distalen Ende von Kronblättern wurde von Duchartre (1877, S. 542 f.) und Glück (1919, S. 433 f.) als Hinweis auf deren Hochblattnatur angesehen.

Čelakovský (1901, S. 30) und Troll (1927) gaben der Erscheinung eine gegenteilige Deutung, d. h. sie sahen darin ein sicheres Anzeichen für die Staubblattverwandtschaft der Petalen. Schmidt (1928) schloß sich dieser Auffassung an.

Weitere Argumente lieferten die Zahlen- und Stellungsverhältnisse im Perianth und im Androeceum (1. Homologiekriterium: Lagekriterium). Sie wurden besonders berücksichtigt von: Eichler 1878, Prantl l. c., Schrödinger 1909, Trapl 1912 und Domke 1934. Schoute (1935) und Plantefol (1948) beschäftigten sich sehr eingehend mit der Anordnung der Perianthteile.

Andere Autoren betonten die Bedeutung der Blütenanatomie für eine Entscheidung in der umstrittenen Frage der Petalenentstehung. Nach

Glück l. c. ist die Blattnervatur ein konservatives Merkmal. Er kam allein durch den Vergleich der Laubblattnervatur mit der der Perianthblätter zu der oben schon erwähnten Behauptung, daß Kelch- und Kronblätter umgebildete Laubblätter seien. An einem solchen einseitigen Vorgehen wurde schon von Goebel (1922) und Troll (1927) Kritik geübt (vgl. auch Gumppenberg 1924).

In letzter Zeit spielte die Art der Innervierung bei der Deutung der morphologischen Natur der unterschiedlichen Perianthteile eine große Rolle. Typische Sepalen werden meist durch drei bereits beim Abzweigen von der Stele getrennte Leitbündel (Blattspurstränge) versorgt. Bei typischen Petalen ist, ebenso wie bei den Stamina, am Grunde nur ein Bündel vorhanden. Diese Tatsache wurde oft, neben anderen, als Beweis für die heterogene Natur der Kelch- und Kronblätter bestimmter Blüten angesehen (Eames 1931, Prantl, Smith, Puri 1951, Tepfer 1953).

Die Untersuchung der Blütenanatomie der Ranunculaceen durch Brouland (1935) führte zwar zu den gleichen Ergebnissen, aber trotzdem deutete der Autor die Petalen dieser Familie nicht als staminale Gebilde, sondern als den Sepalen homologe Blätter.

Zum Schluß muß noch auf eine auffallende ontogenetische Besonderheit der typischen Kronblätter hingewiesen werden. Die Kronblätter werden in der Regel normal akropetal angelegt. Sie bleiben dann aber zunächst in der Entwicklung deutlich hinter den Kelchblättern zurück. Diese Erscheinung wurde wiederholt mit als Beweis für die staminale Herkunft der Blumenkrone angeführt (Čelakovský, Prantl, Goebel, Krečetovič, Tepfer, Bersillon 1955, McLean & Ivimey-Cook 1956). Ganz einheitlich wurde jedoch auch dieses Merkmal nicht gewertet. Neumayer l. c. sah darin einen Beweis für seine Theorie, die besagt, daß die Petalen zwar organophyletisch junge, aber den Sepalen homologe Phyllome seien.

Die vielen widersprüchlichen Theorien über die Entstehung der Blütenhülle der Angiospermen, die hier nur kurz angedeutet werden konnten, machen die außerordentliche Unsicherheit in der Beurteilung dieser Frage deutlich. Die Verworrenheit der Ansichten mag u. a. dadurch bedingt sein, daß einige Autoren die durch Beobachtungen an einzelnen oder wenigen Arten entstandenen Deutungen auf alle Angiospermen oder wenigsten alle Dikotyledonen ausdehnten.

Ein erneuter Versuch zur Klärung dieses schwierigen morphologischen Problems kann deshalb nur dann erfolgreich sein, wenn die Gestaltung der Blütenhülle von Arten einer größeren Verwandtschaftsgruppe möglichst umfassend untersucht und unter Anwendung der 3 Homologiekriterien verglichen wird. Für eine solche vergleichende Untersuchung erscheinen die Polycarpicae besonders geeignet, da sie von vielen Autoren als die Wurzelgruppe der Angiospermen angesehen werden, d. h. als der Formenkreis, in welchem sich besonders zahlreiche Merkmale der ursprünglichsten Angiospermen erhalten haben.

III. Die Gliederung der Polycarpicae

Zunächst ist es notwendig, zu klären, was in diesem Rahmen unter Polycarpicae zu verstehen ist.

Die Polycarpicae sind eine Gruppe der choripetalen Dikotyledonen, die besonders durch das bei fast allen ihren Familien verbeitete Merkmal der Poly- bzw. Apokarpie charakterisiert ist (Name!). Ein Teil der heutigen Polycarpicae taucht zum ersten Mal bei BARTLING (1830, S. 247) als Klasse unter diesem Namen auf. ENDLICHER benennt ebenfalls eine Klasse (Classis XLII) mit diesem Namen (Bd. I, S. XXX, 1840). Die Klassen BARTLINGS und ENDLICHERS entsprechen ihrer Abgrenzung nach etwa den heutigen Ordnungen. Die Polycarpicae ENDLICHERS umfassen 8 Familien, die mit einer Ausnahme (Dilleniaceae) alle auch heute zu dieser Gruppe gerechnet werden.

Bei BRAUN in ASCHERSON (1864) und WARMING (1879) taucht die Gruppe in ähnlicher Abgrenzung unter dem gleichen Namen auf. Beide Autoren rechnen allerdings die Hydropeltidinae (Ceratophyllaceae und Nymphaeaceae s. l.) nicht zu den Polycarpicae. Seit EICHLER (1878) auch diese beiden Familien seinen Polycarpicae eingliederte, hat sich der Umfang der Gruppe nicht mehr wesentlich geändert, obwohl die Abgrenzung im einzelnen nie ganz übereinstimmt.

In anderen Systemen wird die gleiche Ordnung unter dem Namen Ranales geführt (ENGLER, BESSEY, BENSON). Auch unter diesem Namen ist der Umfang und die Zusammensetzung der Ordnung recht unterschiedlich. Eine scharfe Abgrenzung ist deshalb schwer durchzuführen, weil von dieser Pflanzengruppe zweifellos eine Anzahl von Entwicklungslinien ausgehen, die z. T. kontinuierlich in andere Ordnungen übergehen. In neuerer Zeit ist die Tendenz zu einer stärkeren Aufgliederung der Gruppe der Polycarpicae bzw. Ranales zu beobachten.

HUTCHINSON (1959) beispielsweise teilt die bei WETTSTEIN in der Ordnung Polycarpicae zusammengefaßten Familien in 5 Ordnungen auf.

Von TAKHATAJAN (1959) werden 10 Ordnungen in die Überordnung „Polycarpicae" gestellt, von denen allerdings nur 6 Ordnungen den Polycarpicae im üblichen Sinne entsprechen. Die vier Familien Trochodendraceae, Tetracentraceae, Cercidiphyllaceae und Eupteleaceae ordnet TAKHTAJAN in die Überordnung „Amentiferae" ein. In der 12. Auflage von „A. ENGLERS Syllabus der Pflanzenfamilien" (1964) werden die Ranales s. l. in zwei Reihen (= Ordnungen) aufgeteilt, in die Magnoliales und die Ranunculales. Die beiden Ordnungen umfassen die folgenden Familien:

Magnoliales (Annonales)

Magnoliaceae	Annonaceae
Degeneriaceae	Eupomatiaceae
Himantandraceae	Myristicaceae
Winteraceae	Canellaceae

Schisandraceae
Illiciaceae

Austrobaileyaceae
Trimeniaceae
Amborellaceae
Monimiaceae

Calycanthaceae
Gomortegaceae
Lauraceae
Hernandiaceae

Tetracentraceae
Trochodendraceae

Eupteleaceae

Cercidiphyllaceae

Ranunculales (Ranales p. p.)

Unterreihe Ranunculineae
Ranunculaceae (excl. *Paeonia*)
Berberidaceae
Sargentodoxaceae
Lardizabalaceae
Menispermaceae

Unterreihe Nymphaeineae
Nymphaeaceae
Cabomboideae
Nymphaeoideae
Nelumbonoideae
Ceratophyllaceae

Es gibt kein Merkmal, welches eine klare Abgrenzung der beiden Ordnungen gegeneinander möglich macht.

Die Magnoliales sind meist Holzgewächse mit einfachen Blättern, Ölzellen und häufig monokolpaten und davon abgeleiteten Pollenformen. Ihr Verbreitungsareal liegt in tropisch-subtropischen bis warmgemäßigten Gebieten.

Die meist krautigen Ranunculales besitzen nie Ölzellen. Die Blätter sind oft geteilt und der trikolpate Pollentyp herrscht vor. Charakteristisch ist das Auftreten von „Nektarblättern" im Perianth. Die Ranunculales sind vorwiegend in den Zonen gemäßigten Klimas verbreitet.

Die Reihenfolge der Familien entspricht nicht einer linearen Verwandtschaft. Es handelt sich — wie schon bei der Aufzählung angedeutet — um mehrere kleine Gruppen, die entweder mehr oder weniger unabhängig nebeneinander stehen oder netzartig verbunden zu denken sind. Ein Verwandtschaftsschema für einige Familien der Magnoliales gibt Ozenda (1949) in seiner Arbeit über die apokarpen Dikotyledonen.

B. Hauptteil

I. Untersuchungsziel

Über die mit der Perianthbildung der Angiospermen zusammenhängenden Fragen besteht — wie aus der Einleitung zu ersehen war — nur wenig Einigkeit. Oft wurden Feststellungen, welche bei der Untersuchung einzelner oder weniger Arten gemacht worden waren, mehr oder weniger kritiklos verallgemeinert. Die große Gruppe der Polycarpicae soll deshalb möglichst eingehend untersucht werden. Das Perianth der Polycarpicae ist von einer großen Mannigfaltigkeit der Gestaltung sowie der Zahlen- und Stellungsverhältnisse. Es soll daher versucht werden, durch eine vergleichende Überschau über die

verschiedenen Perianthverhältnisse dieser ursprünglichen Angiospermengruppe, die Hauptgesetzmäßigkeiten in der Ausprägung des Perianths überhaupt herauszuarbeiten.

Hierfür war eine Überprüfung der in einzelnen Fällen umstrittenen Frage nach der Homologie der unterschiedlichen Perianthbildungen unter Anwendung aller Kriterien der vergleichend-morphologischen Forschung notwendig. Die zu diesem Zweck durchgeführten Untersuchungen können gleichzeitig als Beitrag zur Klärung des Homonomieproblems (vgl. Eckardt 1964 b), d. h. der Frage nach der morphologischen Natur der verschiedenen Perianthteile, ausgewertet werden. Der oft vertretenen Ansicht von der Hochblattnatur der gesamten Blütenhülle der Magnoliales steht hier die Auffassung von Němejc (1956) gegenüber, nach der das gesamte Perianth der Polycarpicae staminaler Herkunft ist.

II. Material und Methoden

Das für die vorliegenden Untersuchungen verwendete Frischmaterial stammt meist aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem. Ein Teil des Materials wurde auf Exkursionen des Instituts für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin in den Südalpen (Tessin und Gardaseegebiet) gesammelt und fixiert. Die Fixierung der Objekte erfolgte vorwiegend mit dem Fixiergemisch CRAF V (s. Sass 1951, S. 18); außerdem wurden die in der Literatur oft erwähnten Fixiergemische FPA (Formol-Propionsäure-Alkohol) und FAA (Formol-Essigsäure-Alkohol) vereinzelt verwendet (s. Sass 1951, S. 15).

Daneben wurde auch Herbarmaterial und Material der Alkoholsammlung des Botanischen Museums Berlin-Dahlem untersucht. Hierfür, sowie für die Erlaubnis, Pflanzenmaterial des Botanischen Gartens zu verwenden, gilt der Direktion des Botanischen Gartens und Museums Berlin-Dahlem mein besonderer Dank.

Bei der Beschaffung von fixiertem Blütenmaterial einiger seltener Arten wurde der Direktor des Institutes für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin, Herr Professor Dr. Th. Eckardt, von mehreren Herren des In- und Auslandes großzügig unterstützt, wofür ihnen auch an dieser Stelle nochmals herzlich gedankt sei. Herr Professor Dr. M. Kumazawa (Biological Laboratory, Department of General Education, Nagoya University, Mizuho-ku, Nagoya, Japan) sandte Material von *Nandina, Achlys, Caulophyllum, Ranzania, Epimedium diphyllum* und *Glaucidium*. Herr Professor Dr. P. Maheshwari, Head of the Department of Bontany, University of Delhi, Indien, schickte Material von *Michelia, Polyalthia* und *Schisandra*. Sir George Taylor, Director of the Royal Botanic Gardens, Kew, bin ich für Material von *Trochodendron* Dank schuldig; ebenso Herrn Professor Dr. H. Drawert, Direktor des Botanischen Instituts der Universität Marburg, für Material von *Hydrastis* und

Bongardia. Herr Professor Dr. St. Vogel, Institut für Allgemeine Botanik der Universität Mainz, überließ mir die einzige fixierte Blüte von *Ranunculus gusmanni,* die er in Columbien am natürlichen Standort gesammelt hatte, zur Untersuchung, wofür ich ihm besonders dankbar bin.

Die für die leitbündelanatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen notwendigen Schnittserien wurden nach der üblichen Paraffin-Methode angefertigt. Die Einbettung der Objekte erfolgte über Benzol.

Zum Färben der Schnitte wurden mehrere Farblösungen und -kombinationen verwendet. Meristematische Gewebe wurden erfolgreich gefärbt mit dem bewährten Hämatoxylin nach Delafield und besonders kontrastreich mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain und Fastgreen (s. Johansen 1940, S. 72 f.). Zum Studium der Blütenanatomie erwies sich die Doppelfärbung mit Fuchsin und Fastgreen als gut geeignet (vgl. Biebl & Germ 1950, S. 143, statt Fastgreen Kernschwarz zur Gegenfärbung verwendet). Die gefärbten Schnittpräparate wurden in Malinol (Chroma-Gesellschaft, Stuttgart) eingebettet.

Neben den Schnittserien wurden Aufhellungspräparate von fixiertem und Herbarmaterial hergestellt, in Anlehnung an die Methode von Debenham (1939), durch Anwendung von Milchsäure und Eau de Javelle.

Zum Anfertigen der Zeichnungen habe ich ein Zeichenprisma der Firma Ernst Leitz GmbH, Wetzlar, verwendet. Die Mikrophotographien wurden mit der photographischen Einrichtung ARISTOPHOT, dem Mikroskop ORTHOLUX und der Kleinbildkamera LEICA der gleichen Firma angefertigt.

III. Spezielle Untersuchungen

Von den Familien der Ranunculales stand mir mehr Material zur Verfügung. Wegen der dadurch möglichen eingehenderen Untersuchung sollen sie zuerst behandelt werden.

RANUNCULALES

1. Ranunculaceae

a) Die Gliederung der Familie

Für die Familie der Ranunculaceen gibt es einige neuere Gliederungsvorschläge. Das System von Janchen (1949), das, abgesehen von *Paeonia,* weitgehend unverändert in die Neuauflage von A. Englers Syllabus (1964) übernommen wurde, schließt sich in der Großgliederung an das von Prantl (1891) an. Janchen teilt die Ranunculaceae in 4 Unterfamilien ein:

1. Hydrastidoideae
2. Paeonioideae
3. Helleboroideae
4. Ranunculoideae

Die erste Unterfamilie steht sehr isoliert. Sie wurde von verschiedenen Autoren (u. a. HALLIER) in die Berberidaceen eingeordnet. Andere erheben die beiden Gattungen dieser Gruppe — *Glaucidium* und *Hydrastis* — in den Rang von Familien (EAMES 1961, S. 414 und TAMURA 1963). Die Paeonioideae werden heute meist als eigene unigenerische Familie von den Ranunculaceae abgetrennt. Während HUTCHINSON (1959) die Paeoniaceae in unmittelbarer Nähe der Ranunculaceae beläßt, werden sie in „A. ENGLERS Syllabus der Pflanzenfamilien" (12. Aufl. 1964) zu der Ordnung Guttiferales, Unterordnung Dilleniineae neben und hinter die Dilleniaceae gestellt, während sie bei PULLE (1952) in der gleichen Stellung in seinen Clusiales und bei CRONQUIST (1957) in seinen Dilleniales erscheinen. Da die Gattung *Paeonia* sicher den Polycarpicae nahe steht, soll sie hier im Anschluß an die Ranunculaceen auch berücksichtigt werden, zumal sie oft als Musterbeispiel für die Entstehungsweise der Blütenhülle herangezogen wurde.

Die Ranunculaceen zeigen in der Ausbildung der Blütenhülle eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Formen sowie der Zahlen- und Stellungsverhältnisse. Wie schon erwähnt, lieferten sie deshalb wiederholt Beispiele für die verschiedenen Theorien zur Deutung der Blütenhülle. Von besonderem Interesse ist in diesem Zusammenhang die Rolle der oft unscheinbaren und nektarientragenden Petalen.

b) Die Terminologie des Ranunculaceen-Perianths

In der Terminologie des Perianths der Ranunculaceen herrscht in der botanischen Literatur eine große Verwirrung. Das gilt besonders für die nektarientragenden Petalen einiger Gattungen. Eine eingehendere Erörterung dieser Frage erscheint mir deshalb notwendig.

In den älteren Standardwerken der Angiospermentaxonomie, dem „Prodromus" DE CANDOLLES (1824, vol. I) und den „Genera plantarum" von BENTHAM & HOOKER (vol. I, 1862—1867), wird für die nektarientragenden Perianthabschnitte ausschließlich der Terminus „petalum" verwendet. BAILLON (1871) verwendet die gleiche Bezeichnung, weist in mehreren Fußnoten jedoch darauf hin, daß die so benannten Organe (z. B. bei *Nigella* oder *Helleborus*) besser als Staminodien bezeichnet würden. EICHLER (1878) spricht wieder bei allen differenzierten Blütenhüllen der Familie von Kelch und Krone bzw. von Sepalen und Petalen.

PRANTL (1887) führte dann für die mit Nektarien versehenen Petalen der Ranunculaceen und verwandter Familien den Ausdruck „Honigblätter" ein, den er bei seiner Bearbeitung dieser Taxa in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" (1891) konsequent angewendet hat, und zwar in Kombination mit der Bezeichnung „Blütenhülle" für die äußeren Hüllblätter.

BUCHHEIM (1964) benutzt die Termini „Perigon" (bzw. „Tepalen") und

„Honigblätter" ebenso wie JANCHEN (1949), der aber anstelle von „Honigblätter" den korrekteren Ausdruck „Nektarblätter" verwendet.

Daneben tauchen die verschiedensten anderen Namen auf: Perianth- und Honigblätter werden von SCHMIDT (1928) und TROLL (1957) unterschieden. Manche Autoren sprechen bei den corollinischen „Nektarblättern" von *Ranunculus* und anderen Gattungen von Petalen, während die weniger auffälligen Formen als „Honigblätter", als „Nektarien" (ZIMMERMANN 1959) oder als „Honigröhrchen" (WALTER 1961) bezeichnet werden.

In der ausländischen Literatur wird meist an die Terminologie der oben erwähnten Standardwerke angeknüpft (u. a. EAMES, SMITH, BROULAND, HUTCHINSON, TAKHTAJAN, außerdem in den meisten in Frankreich und England entstandenen Florenwerken der ehemaligen Kolonialgebiete), z. T. werden — wenigstens für die unscheinbaren „Nektarblätter" — besondere Ausdrücke geprägt, z. B. „pétales-nectaires" (EMBERGER 1960), „nectary-leaves" (JESSEN 1911), „honey-leaves" (RENDLE 1956), „nectar-secreting structures . . ., which are considered to be usually modified petals" (MCLEAN & IVIMEY-COOK 1956).

Meine Untersuchungen ergaben, daß es sich bei den „Nektarblättern" der Ranunculaceen und den Petalen von *Adonis* um homologe Organe handelt. Die „Nektarblätter" können als Petalen in statu nascendi betrachtet werden.

Wird der Terminus „Nektarblatt" verwendet, so werden die so benannten Gebilde begrifflich nicht in die Blütenhülle einbezogen, obwohl die „Nektarblätter" von *Ranunculus* oder *Callianthemum* ohne Zweifel zum Perianth zu rechnen sind. Noch unglücklicher erscheint mir eine terminologische Trennung zwischen den petaloiden „Nektarblättern" dieser Gattungen als Petalen einerseits und den staminodialen „Nektarblättern" der übrigen Ranunculaceen andererseits. Außerdem ergeben sich terminologische Schwierigkeiten bei der Benennung der nektarsterilen „Nektarblätter", die oft als Staminodien bezeichnet werden, obwohl die sezernierenden „Nektarblätter" auch als Staminodien angesprochen werden können. Eine ähnliche Kritik äußerte ČELAKOVSKÝ (1901, S. 25 f.): „Wenn man den Honigblättern von *Ranunculus*, da sie auf einen Kelch folgen und dabei ganz kronenartig gebildet sind, den Werth einer Krone nicht versagen kann, so muss man auch alle anderen, mehr staminodienartigen Honigblätter als Kronblätter anerkennen, . . . Der von PRANTL neu geschaffene Terminus: Honigblätter ist also nur ein Synonym für nectarientragende Kronenblätter."

Ich schlage daher vor, den Terminus „Nektarblatt" und alle diesem entsprechenden anderen Ausdrücke in Zukunft zu vermeiden und die so bezeichneten Blattorgane der Blüten der Ranunculales nach dem klassischen Vorbild von DE CANDOLLE, BENTHAM & HOOKER und EICHLER P e t a l e n bzw. Kronblätter zu nennen.

Die Elimination dieser Termini erscheint mir auch im Dienste der angestrebten internationalen Vereinheitlichung der taxonomischen und morpholo-

gischen Terminologie geboten (vgl. Eckardt 1964 a, S. (39), Hamann 1963 und Schulze 1964).

Die Bezeichnungsweise der einfachen Blütenhüllen von *Caltha, Thalictrum, Anemone* u. a. Gattungen der Ranunculaceen differiert in den einzelnen Ländern leider auch erheblich. In Deutschland wird eine einfache, nicht in Kelch und Krone gegliederte, also aus gleichartigen Blättern bestehende Blütenhülle „Perigon" genannt. Die einzelnen Blätter eines Perigons heißen „Tepalen". In England und den USA werden die gleichen Begriffe zwar verwendet, aber nicht so streng definiert. Die Definition von Lawrence (1951, S. 764) entspricht noch etwa der in Deutschland verbreiteten Auffassung: „Perigone: The perianth, more commonly used when the parts are not or scarcely differentiated into calyx and corolla and are then termed tepals".

Andere Zitate offenbaren größere Abweichungen: „Perigone — a synonym of Perianth. Tepal — a division of the perianth, sepal or petal". So definiert Jackson (1928) in seinem bekannten „Glossary of botanic terms". McLean & Ivimey-Cook (1956, S. 1144) schreiben: „Perianth or perigone is the name applied collectively to the floral envelope, which in the majority of flowers consists of sepals and petals".

Velenovský (1910) verwendet Perigon ebenfalls als Oberbegriff und spricht vom einfachen und differenzierten Perigon.

Nach Cronquist (1961, S. 602) ist es üblich, ein einfaches Perianth als Kelch zu bezeichnen. Bei vielen in England verfaßten Floren ist das in der Tat der Fall, was sicher durch das entsprechende Verfahren bei Bentham & Hooker bedingt ist. Auch Hutchinson (1959) vermeidet den Ausdruck „tepal" und nennt die Blätter der einfachen Blütenhüllen der oben genannten Ranunculaceengattungen „sepals". Diese einfachen Blütenhüllen entsprechen meist, vergleichend-morphologisch gesehen, durchaus dem Kelch der Arten mit gegliedertem Perianth. Da das aber nicht für alle einfachen Blütenhüllen so klar ist, sollte der neutrale Begriff „Perigon" beibehalten werden. Der Terminus „Perigon" ist auch sehr zweckmäßig, wenn eine gleichartige, aber mehrkreisige Blütenhülle vorliegt.

In der vorliegenden Arbeit wird der Terminus „Perigon" mit der begrifflich eingeengten Bedeutung verwendet, d.h. als Bezeichnung für ein aus gleichartigen Blättern zusammengesetztes Perianth (vgl. auch Engler-Diels 1936, S. 129). Wenn der Begriff in dieser Form außerhalb des deutschen Sprachgebietes auch nur selten gebraucht wird (z. B. von Lawrence, l. c. und Pulle 1952), so ist doch wenigstens die Bezeichnung „Tepalum" für das einzelne Perigonblatt weit verbreitet.

In diesem Zusammenhang sei noch kurz auf die sehr unterschiedliche Anwendung des Wortes „apopetal" hingewiesen. Einmal meint es das Fehlen der Petalen durch Reduktion (vgl. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien 1964 und Henderson & Henderson 1953). Andere Autoren verwenden es im Sinne von choripetal, d. h. als Gegensatz zu sympetal (z. B. Lawrence l. c. und Ernst

1964), was jedoch zu Irrtümern führen kann und deshalb abgelehnt werden muß.

c) Beschreibung der einzelnen Gattungen

Es folgt die Beschreibung der Gestalt, Nervatur, Innervierung, Ontogenie und Anordnung der Perianthteile einiger Gattungen der Ranunculaceen.

Der ontogenetische Vergleich mußte auf ältere Entwicklungsstadien beschränkt bleiben, da bei den azyklischen Blüten der meisten Ranunculaceen die Identifizierung der jüngsten Petalenanlagen praktisch unmöglich ist. Außerdem wurde die Histogenese der Blüten von *Aquilegia formosa* var. *truncata* und *Ranunculus repens* von Tepfer (1953) sehr eingehend beschrieben.

Neben den eigenen Untersuchungen werden die Angaben mehrerer Autoren regelmäßig berücksichtigt. Die Blütenanatomie wurde bei mehreren Gattungen der Familie von Smith (1926) und besonders von Brouland (1935) eingehend untersucht. Die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen stimmen meist mit denen der beiden Autoren überein.

Für die azyklischen Ranunculaceenblüten konnte die durchlaufende Anordnung nach der Limitdivergenz von 137½° bestätigt werden (vgl. Hirmer 1931, 1934 und Schöffel 1932). Es wurde dabei immer der Mittelwert der Divergenzwinkel der Phyllome einer Blüte als ausschlaggebend angesehen. Geringere Abweichungen von dem idealen Winkelwert, auf denen Nelson (1954) seine ablehende Kritik aufbaut, werden mit Schöffel als sekundäre Verschiebung gewertet. Die Konzeption der Limitdivergenz-Theorie Hirmers wurde von Haccius (1950) als richtig bestätigt, v. Denffer (1962) übernahm die Theorie in das bekannte „Lehrbuch der Botanik".

Eine Diskussion der neueren Blattstellungshypothese von Plantefol (1948) ist im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich (aber siehe: Haccius 1950 und Tepfer 1953).

Die Anordnung der Gattungen folgt meist dem System von Janchen (1949).

Hydrastidoideae

Auf die isolierte Stellung dieser Unterfamilie wurde bereits hingewiesen (vgl. S. 370). Die Gattungen *Glaucidium* und *Hydrastis* mit je 2 Arten wurden deshalb wiederholt im System umgestellt. Einige Autoren ordneten sie in die Berberidaceae s. l. ein (u. a. Lotsy 1911, Himmelbaur 1913, Wettstein 1935 und Emberger 1960, nur *Hydrastis*), andere stellten sie in die Ranunculaceae s. l. (u. a. Prantl 1891, Huth 1893, Janchen 1949, Hutchinson 1959 und Buchheim 1964). Eine eingehende Darstellung der umstrittenen Verwandtschaftsverhältnisse von *Hydrastis* und *Glaucidium* gibt Tamura (1963). Er schlägt vor, beide Gattungen in den Rang von Familien zu erheben.

Glaucidium palmatum Sieb. et Zucc.

ist in den alpinen Gebieten Nord-Japans beheimatet. Mir standen einige fixierte Blüten aus Japan zur Verfügung.

Die Blüten besitzen ein aus 2+2 Tepalen bestehendes corollinisches Perigon. Sie sind polyandrisch, und das Gynoeceum besteht aus einem oder 2 freien Karpellen mit vielen Samenanlagen. Im fruchtenden Zustand sind die Karpelle ± verwachsen.

Die 4 Tepalen sind relativ groß (ca. 3×3 cm) und verleihen der Blüte einen an manche Papaveraceae erinnernden Habitus. Die Nervatur der Tepalen ist geschlossen. Am Grunde der Perigonblätter sind 5 kräftige Leitbündel zu beobachten, die sich sofort stark verzweigen. Die so entstandenen Nerven ziehen parallel durch das fächerförmige Blatt. Zahlreiche Querverbindungen lassen ein engmaschiges Nervaturnetz entstehen. Nach Kumazawa (1930 a) ist die Innervierung der Tepalen normalerweise trilakunär, manchmal auch pentalakunär.

Hydrastis canadensis L.

Von dieser aus dem nordöstlichen Nordamerika stammenden Art konnte ich fixiertes Material aus dem Botanischen Garten der Universität Marburg untersuchen.

Die einzeln stehenden Blüten sind ebenfalls polyandrisch. Das Gynoeceum setzt sich jedoch aus zahlreichen, schraubig angeordneten Karpellen zusammen, die nur je 2 Samenanlagen ausbilden. Die Blütenhülle ist einfach und besteht aus 3 unscheinbaren und hinfälligen Tepalen. Da die Filamente der Stamina relativ lang und unterhalb der Anthere leicht verbreitert sind, erinnern die geöffneten Blüten sehr stark an *Trautvetteria* oder *Thalictrum*. Nach Huth (1893) wurden *Hydrastis* und *Trautvetteria* in der botanischen Literatur sogar wiederholt verwechselt.

Auch die Gestalt und Nervatur der Tepalen von *H. canadensis* gleichen grundsätzlich den bei den beiden genannten Ranunculaceen-Gattungen anzutreffenden Formen. Die Nervatur der ovalen Tepalen von *Hydrastis* ist nicht fiederig; die Abbildung bei Prantl (1891, S. 55, Fig. 42) ist also nicht zutreffend. Es treten vielmehr am Grund 3 Leitbündel in das Perigonblatt ein, von denen die beiden seitlichen sich sofort fächerförmig verzweigen. Der Medianus gibt erst in der oberen Blatthälfte einige schwächere Seitennerven ab. Anastomosen sind nicht selten; sie treten aber nicht so regelmäßig auf wie bei *Glaucidium*. Nach Kumazawa (1930 a) sind die Perianthblätter unilakunäre Organe. Die schon erwähnte Ähnlichkeit mit den Blüten von *Trautvetteria* ist nicht nur oberflächlich zu nennen, da das unscheinbare Perigon von *Trautvetteria caroliniensis* (Walt.) Vail. meist auch nur aus 3 Tepalen besteht, von denen wenigstens das innerste ebenfalls unilakunär innerviert wird. Der Karpellbau stimmt

auch weitgehend mit dem bei *Hydrastis* überein. Die Karpelle von *Trautvetteria* enthalten jedoch nur eine Samenanlage und bilden eine trockene Schließfrucht, während die Fruchtblätter von *Hydrastis* zu meist einsamigen Beeren werden. Eine größere Differenz zwischen den beiden Gattungen ergibt sich aus der Tatsache, daß die Blüten bei *Hydrastis* einzeln stehen, bei *Trautvetteria* dagegen in rispigen Infloreszenzen. Ob die beiden Gattungen wirklich näher miteinander verwandt sind, kann erst nach einem Vergleich aller Merkmale beider Taxa entschieden werden.

Helleboroideae

Helleboreae

Xanthorrhiza, Abb. 1

Die kleinen, in komplexen Infloreszenzen stehenden Blüten der einzigen Art, *X. simplicissima* Marsh., waren bei dem mir zugänglichen Frischmaterial stets vorblattlos, während Eichler (1878, Bd. II, S. 167) zwei transversal stehende Vorblätter angibt.

Die Blüten besitzen eine unscheinbare doppelte Blütenhülle. Die 5 Sepalen werden durch je ein Leitbündel innerviert. Von dem Mittelnerv gehen am Grunde des Blättchens 1 oder 2 Seitennerven ab. Eine weitere Verzweigung der Nervatur erfolgt sehr selten (Abb. 1a, b); bei den noch schmaleren Tragblättern der Blüten ist die Nervatur auf den Medianus beschränkt.

Die Blumenkrone besteht meist aus 5 Petalen („Nektarblättern"), die jedoch wesentlich kleiner als die Sepalen sind (Abb. 1c, d). Sie zeigen deutliche Anklänge an die Staubblattgestalt (Abb. 1e). Der untere filamentartige Teil geht in eine zweilappige Spreite über, die in der geöffneten Blüte nach außen geknickt ist. Unterhalb der apikalen Einbuchtung ist ein leicht napfförmiges Nektarium ausgebildet.

Die Gipfelblüten der Partialinfloreszenzen besitzen z. T. ein vierzähliges Perianth. In einem Fall war eines der vier Petalen größer als die normalen, außerdem fehlte die distale Einbuchtung. Es stellte also in der Gestaltung einen Übergang zwischen der Form der Sepalen und der Petalen dar.

Bei dem untersuchten Material bildete der Kelch entgegen den Angaben Eichlers keinen Quinkunx mit dem 2. Sepalum median hinten. Die ersten beiden Sepalen stehen transversal, das 3. schräg vorn und das 4. median hinten. Das 5. Sepalum folgt wieder schräg vorn.

Diese Stellungsverhältnisse lassen sich wie folgt erklären. Die von Eichler beobachteten Vorblätter sind bei dem untersuchten Material nicht reduziert, sondern sie sind in den Kelch aufgenommen, wodurch der Primulaceeneinsatz des Kelches zustande kommt (vgl. Eichler, Bd. II, S. 172, über das Perianth von *Caltha*). Die Krone alterniert mit dem Kelch.

Coptis, Abb. 2

Von dieser Gattung konnten nur einzelne Blüten zweier Arten an Herbarmaterial vom natürlichen Standort untersucht werden. Abb. 2 zeigt Phyllome einer Blüte von *Coptis quinquefolia* Miq., die im Perianth fünfzählig isomer gebaut war.

Die Sepalen sind groß und petaloid. Die Nervatur besteht in Übereinstimmung mit der des kleinen, kurz unter der Blüte stehenden Hochblattes aus 3 Hauptnerven. Sie ist bei den Sepalen besonders durch die Verzweigung der Seitennerven zur Peripherie des Blattes hin bereichert. Das Hochblatt und das 1. Sepalum zeigen ein durch Verstärkung des Medianus gekennzeichnetes winziges Oberblattrudiment, das bei den inneren Sepalen völlig unterdrückt ist (Abb. 2a—c). Gleitende Übergänge zwischen Laub- und Hochblättern sind jedoch nicht zu beobachten. Der lange Blütenstiel ist, von dem einen kleinen Hochblatt abgesehen, völlig nackt.

Die Petalen sind viel kleiner als die Sepalen. Die Grundform ist die eines gestielten Bechers, dessen adaxial gelegene Wand (Ventralspreite) oft nur fragmentarisch ausgebildet ist (Abb. 2d—f). Am Grund des Bechers liegt ein Nektarium. Der filamentartige Stiel wird von einem Nerv durchzogen, der sich direkt unterhalb des Bechers in 3 Äste aufgabelt. Die Filamente der Stamina sind dünner und länger als die Stiele der Petalen.

Bei *Coptis trifolia* Salisb. sind die Perianthverhältnisse sehr ähnlich. Die weißen Sepalen sind etwas kleiner. Ihre Seitennerven sind deshalb auch weniger stark verzweigt. Der obere Teil des Kronblattes ist hier nur löffelartig gewölbt. Becherige Formen wurden nicht beobachtet. Während eine Blüte von aus Kanada stammendem Material neben 5 Sepalen 7 Petalen enthielt, werden von Hemmingsen (1956) für in Grönland gefundene Pflanzen als häufigste Zahlenwerte für die Blumenkrone 1 und 2 angegeben, Blüten mit 0, 3 und 4 Petalen sollen auch nicht selten sein.

Nach Jessen (1911) und Hemmingsen sind bei *C. trifolia* Übergangsformen nicht nur zwischen Stamina und Petalen, sondern auch zwischen Sepalen und Petalen zu finden. So schreibt Jessen (S. 428): „Transitional forms between the short, spoonlike and the ordinary leaf-form are often met with".

Cimicifuga, Abb. 3

Es konnten 5 Arten dieser Gattung untersucht werden. Die Gestalt der Kronblätter sowie die Zahlen- und Stellungsverhältnisse der Blütenhülle sind hier sehr variabel.

Bei *Cimicifuga europaea* Schipcz. ist der Kelch fünfzählig. Die Sepalen besitzen eine einfache offene Nervatur (Abb. 3a). Sie sind stark gewölbt und zeigen oft an der Spitze einen unregelmäßig gelappten häutigen Saum. Sie fallen nach der Anthese bald ab.

Die 1-2 Petalen sind sehr stark gewölbt und besitzen oberhalb eines

schwach ausgewachsenen Querzonenwulstes ein ausgedehntes Nektarium (Abb. 3b, c). Die Nervatur ist weit reicher als die der Sepalen, was durch das relativ stark entwickelte Mesophyll der Petalen bedingt sein dürfte. Der Medianus gibt unter dem Nektarium 2 Seitennerven ab, die ihrerseits zum Blattrand hin weitere Seitennerven zweiter Ordnung abgeben. Am Grunde des nach außen geklappten fleischigen Randsaumes findet eine starke Verzweigung der Seitennerven statt. Der Mittelnerv spaltet sich nur in 2 Äste.

Bei der Innervierung der Perianthblätter sind nur geringe Unterschiede zu beobachten. Der eine aus dem Bündelring des Receptaculums austretende Blattspurstrang gabelt sich stets in 3 Hauptäste. Bei den Sepalen liegt die Verzweigung etwa an der Grenze zwischen Achse und Blatt (Abb. 3a). Bei den Petalen gabelt sich das Leitbündel erst etwas später, d. h. im Blatt auf.

Die einzeln oder in Zweizahl auftretenden Petalen von *C. japonica* (Thunbg.) Spreng. sind ebenfalls „Nektarblätter". Sie sind weniger stark gewölbt als die von *C. europaea* und sind durch eine tiefe Einbuchtung am distalend Rand charakterisiert. Die Nervatur stimmt grundsätzlich mit der bei *C. europaea* überein (Abb. 3d). Die Filamente der Stamina sind unterhalb der Anthere blattartig abgeflacht (Abb. 3e). Die 4 Sepalen besitzen 3 an der Blattbasis meist sofort verzweigte Nerven, d. h. 6—8 etwa gleichstarke und gleichlange Nerven durchziehen das Blatt.

Die entgegen den Angaben von Huth (1893) nektarfertilen, zweizipfeligen Petalen von *Cimicifuga dahurica* (Turcz.) Huth sind in Größe und Nervatur noch stärker reduziert. Das Nervaturmuster ist sehr regelmäßig ausgebildet. Der Medianus gibt unter dem Nektarium 2 Seitennerven ab, von denen sich noch je ein Seitennerv 2. Ordnung abspaltet. Über dem Nektarium gabelt sich der Mittelnerv in 2 Äste (Abb. 3f). Die stark innervierten scheibenförmigen Endabschnitte der Petalenzipfel wurden von Eichler (Bd. II, S. 172) als Antherenspuren gedeutet. Nach meinen Beobachtungen treten Pollensackreste bei *Cimicifuga*-Petalen jedoch stets seitlich in Höhe der Nektarien auf.

Die nektarsterilen Petalen von *Cimicifuga racemosa* (L.) Nutt. und *C. cordifolia* Pursh. sind einander sehr ähnlich (Abb. 3h und j), nur die Nervatur ist deutlich verschieden. Bei *C. racemosa* teilt sich der Medianus etwa in der Mitte des Petalums in 2 Äste. Selten treten unterhalb dieser Verzweigung noch kurze Seitennerven auf. Die gleiche Gabelung ist im Konnektiv einzelner Stamina zu beobachten (Abb. 3g). In den Petalen von *C. cordifolia* gibt der Mediannerv 2 in die Zipfel einziehende Seitennerven ab, während er selbst unverzweigt weiterläuft und unterhalb des Einschnittes zwischen den beiden Zipfeln endet (Abb. 3j). In einer Infloreszenz war die Hälfte aller Petalen im unteren Teil mit häutigen Flügelsäumen versehen, die entweder einseitig oder auf beiden Seiten ausgebildet waren (Abb. 3i). Es handelt sich dabei um teratologische Bildungen.

Die Sepalen der letztgenannten drei Arten stimmen in Gestalt und Ner-

vatur weitgehend mit denen von *C. europaea* (Abb. 3a) überein, nur fehlt meist der häutige Saum am oberen Rand der Blätter.

Die Innervierung der Sepalen zeigt oft gleitende Übergänge (vgl. auch Kumazawa 1932). Die äußeren Phyllome besitzen 3 Blattspurstränge (trilakunär), während die inneren Sepalen durch 1 Leitbündel versorgt werden (unilakunär), das erst am Grunde des Blattes in 3 Nerven aufspaltet.

Bei dem von mir untersuchten Material war die Zahl der Sepalen bei den einzelnen Arten meist konstant: Bei *C. europaea*, *C. dahurica* und *C. cordifolia* K 5, bei *C. japonica* und *C. racemosa* K 4. Die Blüten mit fünfzähligem Kelch sind schraubig nach der Limitdivergenz von 137½° gebaut. Die vierzähligen Kelche sind in 2 Wirteln angeordnet (vgl. Schöffel 1932). Die Stellung der Kelchwirtel ist unterschiedlich. Bei den vorblattlosen Blüten von *C. racemosa* steht der erste Kelchwirtel in der Transversalebene. Bei *C. japonica* sind die 4 Sepalen so orientiert, daß die beiden inneren transversal stehen. Dafür sind hier aber kleine, schuppige Vorblätter ausgebildet, die am Grunde des Blütenstieles stehen (vgl. Kelchstellung bei *Xanthorrhiza*!).

Die Zahl der Petalen ist in der Gattung großen Schwankungen unterworfen. Bei *C. cordifolia* besitzt nur etwa jede zweite Blüte ein Petalum. Die anderen Blüten sind apetal. Für *C. europaea*, *C. japonica* und *C. dahurica* sind 1—3 Kronblätter typisch, und bei *C. racemosa* wurden 3—8 Petalen beobachtet. Eichler bemerkte hierzu (Bd. II, S. 172): „Bei diesen Uebergängen lässt sich zugleich constatiren, dass die Petalen im Falle von Minderzahl oder Fehlen nicht abortirt, sondern als Staubgefässe ausgebildet sind, denn man findet an den betreffenden Stellen alle möglichen Zwischenformen zwischen typischen Staub- und Kronblättern". Diese Erscheinung ist ein Beispiel für das von Murbeck (1918) als „staminale Pseudapetalie" bezeichnete Phänomen.

Eine histogenetische Untersuchung der Petalen war wegen der niedrigen oder schwankenden Anzahl nicht möglich, denn selbst ältere Petalenanlagen sind kaum von Staubblattanlagen zu unterscheiden, während die jungen Sepalen sehr schnell heranwachsen und die gesamte Blütenknospe umschließen. Später sind die Petalen leichter zu identifizieren, da sie in der Entwicklung hinter den Stamina zurückbleiben. Ihre volle Größe erreichen sie erst kurz vor der Anthese.

Actaea, Abb. 4

Die Gattung *Actaea* unterscheidet sich von der Gattung *Cimicifuga* nur durch ihre Frucht, eine einkarpellige Beere.

Außerdem sind die Petalen stets nektarsteril und kleiner als die Sepalen. Beide Gattungen wurden deshalb von Prantl (l. c.) vereinigt. Untersucht wurden *Actaea spicata* L. und *A. rubra* (Ait.) Willd. Beide Arten stimmen im Blütenbau weitestgehend überein. Die spatelförmigen Petalen (Abb. 4d) sind bei *A. spicata* meist etwas kleiner als bei *A. rubra*. Die in der flachen Spreite

dreifach gegabelte Nervatur entspricht ganz der für *Cimicifuga cordifolia* beschriebenen. Bei *A. rubra* kommen vereinzelt Petalen vor, die von der Basis an dreinervig sind (Abb. 4c).

Der Längsschnitt eines jungen Kronblattes von *A. spicata* (Abb. 4b) zeigt eine deutliche Grenze zwischen dem kräftigen filamentartigen Stiel und dem flachen, noch sehr meristematischen, flächigen Abschnitt. Die auf der adaxialen Seite (in der Abb. rechts) zu beobachtende Aufwölbung unterhalb des meristematischen Endabschnittes kann im Vergleich mit noch zu beschreibenden Petalenformen als Rest einer unterdrückten Querzone gedeutet werden (vgl. *Helleborus*, Abb. 6b).

Die Blätter der Blütenhülle sind meist zyklisch angeordnet. Schöffel (l. c.) und Kumazawa (1932) haben auch fünf- oder mehrzählige Blüten mit schraubiger Organstellung beschrieben. Meist ist der corollinische Kelch jedoch vierzählig, wobei der erste der beiden dimeren Wirtel transversal steht. Die Zahl der Petalen schwankt zwischen 0 und 6. Im typischen Fall bilden 4 Petalen einen Wirtel, der mit den 4 Sepalen alterniert (Abb. 4a).

Dieser vierzählig-isomere Typ der Blütenhülle ist bei den untersuchten Arten allerdings recht selten. Die Zahl der Petalen ist meist erhöht oder vermindert und ihre Anordnung ist sehr variabel. Von den verschiedenen Möglichkeiten seien einige genannt:

1. Nur eins der 4 Kronblätter ist ausgebildet.
2. 3 Petalen vorhanden. 2 davon stehen normal, 2 fallen aus bzw. sind als Stamina ausgebildet. Dafür steht 1 Petalum genau in der Transversale, d. h. vor einem äußeren Kelchblatt.
3. K 3 C 4: 1 Petalum steht anstelle eines inneren Sepalums, 2 Petalen stehen normal, 1 Petalum transversal superponiert.
4. Es sind 6 Petalen ausgebildet. Zu den 4 normal angeordneten Kronblättern kommen noch 2 in der Transversale stehende zusätzliche Petalen, die an der Stelle von Stamina stehen.
5. In einem Fall (Abb. 4e—g) ist der Kelch 5zählig ausgebildet. Die dekussierte Stellung der 4 äußeren Sepalen ist trotzdem annähernd beibehalten. Von den mit diesen alternierenden 4 Phyllomen sind 1 als reduziertes Sepalum, 1 als Petalum und 2 als Stamina ausgebildet (Abb. 4f).

Diese Tatsachen stehen im Einklang mit den Angaben von Alexandrov und Dobrotvorskaya (1958), wonach bei *Actaea spicata* die Entwicklung eines Primordiums zum Petalum oder zum Staubblatt von der Stellung am Vegetationskegel abhängig ist. In dem unter (5) beschriebenen Fall wurde das tiefer stehende Phyllom zum Sepalum, während die beiden etwas oberhalb des einen Kronblattes inserierten Phyllome zu Stamina wurden.

Die Stellungsverhältnisse im Androeceum sind sehr unregelmäßig und wurden nicht näher untersucht. Für das einzige Fruchtblatt konnte keine typische Stellung ermittelt werden. Man kann jede mögliche Orientierung beobachten.

Die Innervierung der äußeren Sepalen ist meist unilakunär-dreispurig, d. h. aus einer Blattlücke ziehen 3 selbständige Blattspurstränge zum Blatt hin. Bei *A. rubra* verzweigen sie sich zum Teil noch im Receptaculum, so daß 4—5 Nerven in das Sepalum eintreten.

Die beiden median stehenden Sepalen werden unilakunär-einspurig innerviert. Das eine aus der Stele austretende Leitbündel gibt an der Blattbasis 2 Lateralnerven ab. Das zusätzliche Sepalum der in Abb. 4e—g wiedergegebenen Knospe wird wie ein typisches Petalum durch einen Nerv versorgt, der sich erst im Blatt verzweigt. Bei einer kleinen, nur 10 Stamina enthaltenden Knospe besaßen sämtliche Sepalen einen einzelnen Blattspurstrang.

Anemonopsis

Anemonopsis macrophylla Sieb. et Zucc., die einzige Art der Gattung, besitzt ansehnliche Blüten von ca. 3 cm Durchmesser. Die Blütenhülle ist differenziert und besteht außen aus mehreren (7—10) derben, nach innen kleiner und zarter werdenden Hüllblättern, die sich bei der Anthese ausbreiten. Die darauf folgenden 8—14 kleineren Perianthblätter stehen aufrecht und umschließen die Staubblätter. Beide Formen sind petaloid und hellviolett gefärbt. Schöffel (l. c.) verwendet dafür die Termini „Perianthblätter" und „Staminodien". Kumazawa (1932) bezeichnet die äußeren Hüllblätter als „sepals" und die inneren als „petaloids". Hier soll die für eine doppelte Blütenhülle übliche Bezeichnungsweise angewendet werden. Die Petalen besitzen entgegen den Angaben von Baillon (1871) und Huth (1893) keine Nektarien. Sämtliche Blütenphyllome sind, wie schon von Schöffel beschrieben wurde, durchgehend schraubig nach der Limitdivergenz von 137½° angeordnet.

Zwischen Sepalen und Petalen wurden wiederholt Zwischenformen beobachtet, die an ihrer Gestalt, dem Verhalten bei der Anthese oder Übergängen in der Leitbündelversorgung zu erkennen waren.

Typische Sepalen sind trilakunär-dreispurig. Die beiden seitlichen Leitbündel verzweigen sich am Grunde des Kelchblattes mehrfach. Die einzelnen Nerven durchziehen in gleichmäßigen Abständen nebeneinander meist unverzweigt die Blattfläche.

Die am distalen Rand schwach gezähnten oder leicht ausgerandeten Petalen werden immer durch ein Leitbündel versorgt, das am Grunde des Kronblattes 2—3 Seitennerven abgibt. Bedingt durch die keilförmige Gestalt der Kronblätter erfolgen in der oberen Hälfte des Blattes oft noch weitere gabelige Verzweigungen der Nervatur. Knospenquerschnitte (vgl. Schöffel, Abb. 1) und Präparationen verschieden alter Blütenknospen zeigen, daß der Größenunterschied zwischen den jungen Sepalen und Petalen selten stärker ausgeprägt ist als in der offenen Blüte. In manchen Stadien der Blütenentwicklung werden die Anlagen der Perianthblätter nach innen langsam kleiner, ohne daß die sonst

sehr typische Grenze zwischen den Sepalen und Petalen zu beobachten ist. Auch bleiben die Petalen in ihrer Entwicklung nie hinter den Stamina zurück.

Helleborus, Abb. 5, Taf. 20, Fig. 1—3

Die Blüten sind durchgehend schraubig nach der Limitdivergenz gebaut. Der als Schauapparat ausgebildete Kelch ist meist weiß, rot oder grün gefärbt. In der Regel sind 5 Sepalen ausgebildet. Die Zahl der röhrigen, nektarbildenden Petalen ist bei den einzelnen Arten und auch innerhalb einer Art sehr unterschiedlich. Eine eingehendere Beschreibung der oft abgebildeten Petalen („Nektarblätter") ist nicht notwendig. JÄGER (1961) gibt eine genaue Darstellung des Gefäßbündelsystems der peltaten Petalen von *H. foetidus*. Ebenso bedarf die bekannte Ableitung des Kelches bei der gleichen Art aus dem Hochblattbereich durch TROLL (1928) keiner näheren Erörterung. Die offene, reichverzweigte Nervatur der Kelchblätter wird von KAUSSMANN beschrieben (1941, S. 563, Abb. 45, II: *H. niger*).

Nach BROULAND (l. c.) weicht die Art der Sepaleninnervierung von der bei den anderen Ranunculaceen zu beobachtenden ab. Während bei diesen die Blattspurstränge der Sepalen Abzweigungen von Leitbündeln sind, die selbst weiter in das Receptaculum einziehen, werden die Kelchblätter der *Helleborus*-Arten durch kräftige Bündel versorgt, die ganz in das Sepalum eintreten, ohne sich in die Blütenachse hinauf fortzusetzen. Diese Innervierungsart ist nach BROULAND für die Involukralblätter von *Nigella damascena* und *Eranthis* typisch.

An Querschnittserien junger Knospen von *Helleborus lividus* AIT. konnte ich jedoch feststellen, daß mehrere Abzweigungen der kräftigen, die Sepalen versorgenden Leitbündel in das Receptaculum ziehen. Eine andere Versorgung der höher gelegenen Blütenorgane war in diesem Fall allerdings auch nicht möglich, da die Stele in diesem frühen Entwicklungsstadium kurz unter der Blütenknospe aus nur 4 Leitbündeln bestand. Durch die später erfolgende Streckung des Blütenstieles rückt die Verzweigungsstelle der Bündel wahrscheinlich weit von der Blüte ab, wodurch eine völlige Selbständigkeit der Sepalenbündel vorgetäuscht werden kann.

Die Entwicklungsgeschichte der genagelten, röhrenförmigen Petalen ist im Vergleich mit den flächigen Petalen anderer Ranunculaceen-Gattungen von besonderem Interesse. Sie wurde bei *H. lividus* untersucht.

Nachdem die Sepalen bereits beträchtliche Ausmaße erreicht haben, werden die Anlagen der zahlreichen Kron- und Staubblätter in rascher Folge auf dem hochgewölbten Vegetationskegel der jungen Blüte gebildet. Die Petalenprimordien stimmen zunächst weitgehend mit den Anlagen der Stamina überein (Abb. 5a). Die an ersteren häufig zu beobachtende dorsale Abflachung ist möglicherweise nur durch die an dieser Seite besonders beengten Raumver-

hältnisse bedingt, da die untersten Staubblattanlagen bei apetalen Blüten (z. B. *Caltha* und *Thalictrum)* im Längsschnitt ähnliche Umrisse zeigen.

In den jungen Petalenanlagen wird frühzeitig ein breiter Prokambiumstrang ausdifferenziert (Fig. 1). In einem etwas älteren Stadium der Petalenentwicklung setzt plötzlich etwas unterhalb der Mitte der Anlage, in der subepidermalen Zellschicht der Ventralseite, eine verstärkte Teilungsaktivität ein. Fig. 2 (Pfeile) zeigt zwei die Bildung einer Querzone einleitende Periklinalteilungen. Durch weitere periklinale Teilungen der hierdurch entstandenen Zellen kommt es zur Aufwölbung der Querzone. Die Gliederung der Petalenanlage in den zunächst relativ dicken Stielabschnitt (Nagel) und die Spreite wird deutlich (Fig. 3, Abb. 5b—d).

Durch ein schnelleres Wachstum der Ventralspreite kommt es dann zur Ausbildung der bekannten Tütenform der *Helleborus*-Petalen. (Bei den Petalen einer Blüte von *Helleborus niger,* die im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem gefunden wurde, war die Querzone nur schwach entwickelt. Die Petalen waren deshalb nicht röhrig, sondern rinnig gebaut und entsprachen somit gestaltlich ganz den Petalen von *Trollius laxus* [vgl. Abb. 6 f.]). Payer (1857, Pl. 57, fig. 31—35) bildet die einzelnen Entwicklungsstadien der Petalen von *H. foetidus* ab. Die große Ähnlichkeit zwischen den jüngsten Anlagen der Petalen und der Stamina ist auch hier auffällig.

Bei den Gattungen *Eranthis, Isopyrum* und *Leptopyrum* ist die Blütenhülle sehr ähnlich gestaltet. Die Petalen sind stets relativ klein und gehören meist zum röhrigen Typ. Nur in den Zahlen- und Stellungsverhältnissen bestehen stärkere Abweichungen (vgl. Schöffel l. c.).

Aquilegia

Das Blütendiagramm dieser Gattung ist wohlbekannt. Die zahlreichen pentameren Wirtel zeigen strengste Alternanz. Die 5 langgespornten Petalen sind groß und corollinisch wie die Sepalen. Die 10 Orthostichen des Androeceums werden von je einem Staminodium abgeschlossen. Es handelt sich um eines der seltenen Beispiele von Blüten mit Innenstaminodien.

Die eingehende Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Blüte von *Aquilegia formosa* Fisch. var. *truncata* (F. et M.) Backer durch Tepfer (1953) wurde schon erwähnt. Alle Blütenorgane werden normal akropetal angelegt. Die Initialteilungen erfolgen bei allen Organen in der 2. Tunica- und der äußersten Corpusschicht. Auffällig ist hier auch wieder das Zurückbleiben der Petalenentwicklung hinter der der Stamina und Karpelle. Nach Anlegung der Karpelle sind die Petalenanlagen noch immer ohne Andeutung eines Spornes. Sie zeigen im Längsschnitt große Ähnlichkeit mit den Anlagen der Innenstaminodien.

Bei späteren Entwicklungsstadien, nach beginnender Spornausbildung, ist am Grunde der Petalen eine schwache Querzone zu erkennen, die besonders

neben der Mediane des Kronblattes ausgebildet ist. Die Petalen erreichen kurz vor der Anthese ihre volle Größe.

Die Blütenentwicklung von *Aquilegia vulgaris* L. wurde schon von Payer (l. c. Pl. 54) und Goebel (1933, Teil 3, S. 1840) geschildert und abgebildet. Auch die Blütenanatomie wurde wiederholt studiert (Smith 1926, Eames 1931, Brouland 1935 und Tepfer 1953). Während die Brakteen der Blüten noch penta- oder trilakunär sind, werden die Sepalen durch 3 aus einer Lücke abzweigende Leitbündel versorgt (unilakunär-dreispurig). Bei den Petalen ist die übliche einspurige Innervierung zu beobachten.

In Blüten kultivierter *Aquilegia*-Arten treten verschiedene interessante Bildungsabweichungen auf. Bei *A. chrysantha* A. Gray fand ich in mehreren Blüten Stamina, deren Konnektive bei voller Ausbildung der Pollensäcke zu langen, petalenartigen Spornen ausgewachsen waren. Für *A. vulgaris* wird von Heinricher (1881) eine lückenlose Reihe von Übergangsformen zwischen Stamina und Petalen beschrieben und abgebildet.

Bekannt sind die verschiedenen Formen der Blütenfüllung, bei denen einmal anstelle der Stamina gespornte Petalen stehen, während in anderen Fällen nur flache Perianthblätter auftreten. Nach Eichler (l. c., S. 168) soll es auch apetale Formen geben. Hier folgen auf den fünfzähligen corollinischen Kelch sofort Staubblätter.

Von Interesse sind in diesem Zusammenhang die genetischen Untersuchungen von Prazmo (1960). Die teilweise fertile Kreuzung von *Semiaquilegia simulatrix* Drum. et Hutch. (= *Aquilegia ecalcarata* Maxim.) × *Aquilegia vulgaris* L. bewies, daß die Spornlosigkeit von *Semiaquilegia* durch ein rezessives Gen bedingt ist. Für die Spornbildung bei den *Aquilegia*-Petalen war also nur ein Mutationsschritt notwendig.

Bei der in vitro-Kultur von Blütenknospen spielt neuerdings die durch Tepfer untersuchte Art eine große Rolle (Tepfer, Greyson, Craig & Hindman 1963). Die noch laufenden Versuche lassen auf einen Einblick in die Rolle der verschiedenen Phytohormone bei der Differenzierung der einzelnen Blütenformationen hoffen.

Caltheae (= Trollieae)

Von der Subtribus Calthinae mit 3 Gattungen wurden *Caltha* und *Trollius* untersucht.

Caltha

Die Gattung besitzt nur eine einfache Blütenhülle. Es sind meist 5 corollinische Tepalen ausgebildet. Während nach Brouland bei *Caltha palustris* L. alle Tepalen wenigstens durch 3 aus getrennten Lücken abzweigende Leitbündel versorgt werden, gibt Smith an, daß das oberste Tepalum manchmal nur einspurig ist.

Weber (1950) beschreibt eine merkwürdige Vorblattbildung bei *Caltha palustris*. Das Vorblatt war, obwohl es 2 cm unterhalb der Blüte stand, perigonblattartig ausgebildet und zeigte gleichzeitig typische Laubblattmerkmale. Auf die Auswertung dieses Fundes wird in der Diskussion näher eingegangen werden.

Trollius, Abb. 6

Es wurden 6 Arten untersucht. Die Blütenhülle ist doppelt. Die Zahlenverhältnisse der einzelnen Organkategorien sind in den durchgehend schraubig gebauten Blüten meist sehr schwankend (vgl. die statistischen Angaben bei Schöffel). Bei den Arten mit vielblättrigem Kelch (*Trollius asiaticus* L., *T. chinensis* Bunge und *T. europaeus* L.) sind die äußeren Sepalen oft leicht sepaloid, während die inneren rein corollinischen Charakter besitzen. Die Innervierung ist jedoch trotz der angedeuteten Differenzierung bei allen Sepalen trilakunär-dreispurig. Einige Arten sind im Kelch streng pentamer (*T. pumilus* D. Don. und *T. yunnanensis* Franch.).

Die unteren Kelchblätter zeigen bei fast allen Arten Anklänge an die Laubblätter, was durch Reste einer Gliederung, Zähnelung am distalen Rand und partielle Grünfärbung deutlich wird (vgl. auch Fedorov, Nikitin & Pankova 1950).

Die nektarfertilen Petalen sind sehr zahlreich ausgebildet. Die Schwankungen sind bei allen Arten groß. Zwei Beispiele: Bei *Trollius europaeus* kommen 4—19 Petalen vor, bei *T. pumilus* sogar 7—26 (nach Schöffel). Die Petalen werden dem flächigen Typ der „Nektarblätter" zugerechnet. Die Größenunterschiede sind innerhalb der Gattung recht erheblich (Abb. 6). In der fertigen Blüte sind sie in der Regel scharf gegen den Kelch abgesetzt. Nur bei *T. chinensis* konnte ich in einer Blüte eine intermediäre Form feststellen. Das Blatt war viel schmaler als das innerste Sepalum und deutlich breiter als die linealischen Petalen. Eine Nektargrube war nicht ausgebildet, aber an der entsprechenden Stelle war etwas Drüsengewebe zu beobachten.

Die normalen Petalen von *Trollius chinensis* (Abb. 6a), die größten der 6 untersuchten Arten, sind tief orange gefärbt und stehen in der geöffneten Blüte steil aufrecht. Sie sind hier wie auch bei *T. asiaticus* an der Bildung des Schauapparates beteiligt und sind etwa doppelt so lang wie die Stamina. Die 2—3 Zähne am oberen Rand und an der Spitze der Petalen erinnern an die distal gezähnten inneren Sepalen.

Die Nervatur der Petalen ist nicht ganz offen. Es sind stets einige Anastomosen ausgebildet. Von dem Medianus zweigen in unterschiedlicher Höhe zwischen der Basis des Petalums und dem Nektarium 2 Seitennerven (s_1) ab. Von diesen gehen zum Blattrand hin noch mehrmals weitere Verzweigungen aus. In der Höhe der Nektargrube gehen von den beiden primären Seitennerven 2 sekundäre Seitennerven (s_2) aus. Diese innervieren die zwischen dem Me-

dianus und den Seitennerven (s_1) gelegenen Interkostalfelder und ziehen unverzweigt bis in die Zipfel des Petalums. Der Medianus ist selten verzweigt, nur in der Umgebung des Nektariums sind regelmäßig einige dünne Leitbündel zu beobachten.

Auf der abaxialen Seite sind die Petalen von *T. chinensis* und *T. asiaticus* gleichmäßig mit keuligen Drüsenhaaren besetzt.

Die Petalen von *Trollius europaeus* (Abb. 6b) sind wesentlich kleiner. Anteil an dem Schauapparat der Blüten haben sie nicht, zumal die Blüten sich nicht weit öffnen. Die Nervatur ist im Vergleich zu T. *chinensis* stark vereinfacht. Neben den beiden Seitennerven, die den s_1-Nerven entsprechen, sind hier die schwächeren, im Nektarium vom Medianus abzweigenden Leitbündel relativ stark ausgebildet.

Bei *Trollius pumilus* sind die Petalen ebenfalls unscheinbar (Abb. 6c). Sie erreichen etwa die Größe der Stamina. Die Nervatur ist weitgehend der bei *T. europaeus* gleich. Nur die Innervierung des Nektariums durch mehrere Abzweigungen des Medianus und der beiden Seitennerven ist abweichend. Auch sind Anastomosen hier weit seltener als bei den zuerst beschriebenen Arten. Der in Abb. 6d wiedergegebene Längsschnitt des gleichen Petalums ist für alle erwähnten *Trollius*-Arten typisch. Es sei besonders auf die dorsale Vorwölbung der Nektargrubenregion und auf den Knick in Höhe des Nektariums hingewiesen, der von dem filamentartigen Stiel und der Lamina gebildet wird. Am unteren Rand des Nektariums ist eine schwach entwickelte Querzone zu beobachten. Das Längsschnittbild erinnert deshalb wieder stark an gewisse Entwicklungsstadien der röhrigen Petalen von *Helleborus*.

Die Petalen von *T. laxus* Salisb. kommen auch gestaltlich dem röhrigen Petalentyp sehr nahe (Abb. 6f). Durch eine Hemmung der Querzone im medianen Bereich bleibt die Röhre adaxial durch einen Spalt offen. Die Nervatur (Abb. 6e) entspricht ganz der von *T. pumilus*.

Die Subtribus Nigellinae besteht aus drei engverwandten Gattungen, die oft in einer Gattung — *Nigella* — zusammengefaßt wurden (z. B. bei Brand 1895 und Terracciano 1897).

Komaroffia, Abb. 7

Untersucht wurde die in Mittel-Asien beheimatete Art *Komaroffia diversifolia* Ktze. (= *Nigella integrifolia* Regel). Die 5 leicht lanzettlichen Sepalen sind mit breiter Basis inseriert (Abb. 7c). Die Innervierung ist meist trilakunär. Die drei Blattspurstränge verzweigen sich sofort an der Basis der Sepalen mehrfach, so daß 5—9 Bündel in das Blatt eintreten. Diese etwa gleichstarken Nerven laufen ± parallel bis zur Spitze des Sepalums. Verzweigungen sind selten und nur im oberen Drittel der Kelchblätter zu beobachten. Anastomosen wurden nicht festgestellt.

Die ursprünglich grünen Sepalen werden kurz vor der Anthese blaßblau, während ihre Spitzen regelmäßig grün bleiben.

Die Corolle besteht in der Regel aus 8 nektarfertilen Petalen, die fast die Länge der Sepalen erreichen. Die Zipfel der ebenfalls blaßblauen Petalen zeigen eine tiefblaue Färbung. Die Petalen sind völlig ungestielt und im unteren Teil röhrig gebaut (Abb. 7f—h). Die Dorsalspreite ist stark behaart. Die Innervierung der Petalen erfolgt wie üblich durch ein Leitbündel, das sich hier allerdings noch im Receptaculum in 3 Äste verzweigt, so daß bereits am Grunde des Kronblattes der Medianus und 2 Seitennerven vorhanden sind (Abb. 7b). Die Ventralspreite wird durch einige kürzere Abzweigungen dieser Nerven versorgt. In der Mitte der Dorsalspreite gabelt sich der Medianus auf. Die beiden Gabeläste verschmelzen mit den Seitennerven, die selbst unverzweigt in die Zipfel der Petalen ziehen (Abb. 7f).

Im Laufe der Entwicklungsgeschichte treten wieder bei jungen Stadien die von den *Helleborus*-Petalen her bekannten Längsschnittbilder auf (Abb. 7e). Die Unterdrückung des Stielabschnittes ist hier bereits deutlich.

Die Anordnung der Blütenorgane wurde von Schöffel nicht untersucht, sie soll deshalb eingehender erörtert werden. Die Blüten sind azyklisch. Messungen der Divergenzwinkel wurden an 4 Querschnittserien relativ weit entwickelter Blüten durchgeführt. Es handelt sich deshalb nur um Annäherungswerte, da sicher schon sekundäre Verschiebungen einzelner Organe eingetreten sind. Aus diesem Grund werden nur die Mittelwerte der Divergenzwinkel angegeben. Diese Werte stimmten bei den untersuchten Knospen überein.

Für die 5 Sepalen ergab sich ein mittlerer Divergenzwinkel von 141°. Er liegt also zwischen der Limitdivergenz von 137½° und dem bei $^2/_5$Stellung zu erwartenden Winkel von 144°. Die 8 Petalen sind ungleichmäßig an der Peripherie der Blütenachse verteilt (vgl. Abb. 7b). Sie zeigen die bei Anordnung nach der Limitdivergenz typische Paarung von 6 der 8 Petalen. Der mittlere Divergenzwinkel liegt innerhalb der Corolle mit ca. 135° trotzdem deutlich unter der Limitdivergenz. Die sehr steilen Parastichen der Stamina lassen sofort erkennen, daß auch im Androeceum die $^3/_8$Stellung, d. h. ein Divergenzwinkel von ca. 135° eingehalten wurde. Das meist trimer ausgebildete Gynoeceum schließt sich direkt an die Schraube der Stamina an. Die Stellung der im unteren Teil verwachsenen Karpelle ist also von der Anzahl der ausgebildeten Stamina abhängig. Der in Abb. 7a wiedergegebene Querschnitt zeigt 26 Staubblätter, in anderen Blüten wurden 24, 28 und 29 Stamina beobachtet.

Die Abweichungen von der Limitdivergenz sind bei gleichaltrigen Blütenknospen einiger sehr ähnlich gebauter *Nigella*-Arten ebenfalls zu beobachten, obwohl Schöffel für junge Blütenkegel dieser Arten die durchgehende Anordnung nach der Limitdivergenz von 137½° nachweisen konnte. Es kann also angenommen werden, daß die Organstellung in den Blüten von *Komaroffia*

diversifolia primär auch der Limitdivergenz folgt. Die Parastichen der Stamina sind in der Gattung *Nigella* allerdings nie so steil wie bei *Komaroffia.*

Nigella, Abb. 8—10, Taf. 20, Fig. 4

Die Gattung *Nigella* ist durch besonders hoch differenzierte Petalen ausgezeichnet. „Eine ähnlich hohe Differenzierung der nektarproduzierenden Blattorgane begegnet uns sonst weder bei den Ranunculaceen noch in einer andere Familie" (Troll 1957, S. 32). Die Petalen sind bei allen Arten nektarfertil und kleiner als die Sepalen. Wegen ihrer meist sehr auffälligen Färbung sind sie aber trotzdem an der Bildung des Schauapparates beteiligt.

Bei *Nigella ciliaris* DC. (Abb. 8a, b) sind die Petalen halb so groß wie die Sepalen und relativ einfach gestaltet. Am oberen Ende des Nagels ist eine mit einem Deckel versehene Nektargrube ausgebildet. Die Dorsalspreite knickt im Bereich des Nektariums zum Blüteninneren hin um und bildet so mit dem Nagel einen Winkel von ca. 90° (vgl. *Trollius pumilus,* Abb. 6d). Die Nektargrube wird durch dichte Härchensäume, die an der Ventral- und Dorsalspreite einander gegenüberliegen, verschlossen (Abb. 8b). Über der Nektargrube finden sich auf der Ventralseite der Dorsalspreite zwei schräg orientierte glänzende Wülste. Die beiden langbehaarten Zipfel des Petalums sind oft nach außen geknickt, so daß sie parallel zu dem filamentartigen Nagel verlaufen (vgl. Abb. 8d). Das Petalum ist ebenso wie das Sepalum leuchtend gelb gefärbt, nur die beiden Wülste sind grün. Der eine eintretende Nerv verzweigt sich sofort in drei Äste.

In die Petalen von *Nigella arvensis* L. (Abb. 8c, d) treten schon am Grunde 3 Nerven ein. Die Petalen dieser Art sind noch komplizierter gebaut als die von *N. ciliaris* oder *N. damascena* L. (Abb. bei Troll 1957, S. 32). Die Ventralspreite (d. h. der Deckel der Nektargrube) ist mit einem hornartigen Fortsatz versehen. Von den hier ebenfalls glänzend grünen Höckern oberhalb der Nektargrube zieht je ein Flügel abwärts. Die Petalen sind mehrfarbig. Der Nagel ist kräftig weinrot. Ventral- und Dorsalspreite sind hellblau. Das Blau der Dorsalspreite wird durch die grünen Höcker und in den beiden Spreitenhälften durch je 2 gelbe Querstreifen unterbrochen, die durch eine Anhäufung einzelner schwarzblauer Zellen begrenzt werden. Die offen-dichotome Nervatur der sehr ähnlichen Petalen von *N. sativa* ist bei Gumppenberg (1924, Taf. VII, Fig. 1) abgebildet.

Bei *Nigella orientalis* L. erfolgt die Verzweigung des einen Blattspurstranges des Petalums kurz nach dem Austritt aus der Stele (Abb. 10b). Die relativ einfach gebauten Kronblätter (Abb. 9a) sind im Umriß den Kelchblättern sehr ähnlich, letztere sind jedoch doppelt so groß. Die Zweizipfligkeit ist nicht so stark ausgeprägt wie bei den zuvor beschriebenen Arten. Die für die Gattung typischen Wülste oberhalb des Nektariums ziehen sich bogenförmig

um die Nektargrube herum. Die gelben Petalen sind mit leuchtend roten Querbändern versehen.

In den verspätet entwickelten Blüten einiger bereits fruchtender Pflanzen fand ich im Herbst 1962 fast ausschließlich winzige verbildete Petalen, die in Abb. 9b—h z. T. wiedergegeben sind. Alle Formen zeigten die typische gelb-rote Färbung. Trotz der teilweise starken Reduktion waren alle Formen von der Basis an dreinervig. Die Ränder waren stark nach dorsal eingerollt. Neben einigen geraden, grubenlosen Schüppchen (Abb. 9b) wurden nur Formen beobachtet, die wenigstens andeutungsweise eine Nektargrube zeigten. Die grünen Wülste und die Ventralspreite waren z. T. völlig reduziert. Die Petalen waren stets deutlich zweizipflig. Abb. 9d—i zeigt diese Phyllome einer Blüte. Sie lassen einen gleitenden Übergang von der Petalen- zur Staubblattgestalt erkennen. In Abb. 9h sitzen die reduzierten Theken seitlich unterhalb des die Ventralspreite andeutenden Querwulstes.

In der Ontogenie zeigen die Petalenanlagen bei allen *Nigella*-Arten zunächst wieder große Ähnlichkeit mit den Staubblattprimordien. Erst in älteren Entwicklungsstadien und besonders nach der Ausbildung der Querzone ergibt sich das von *Helleborus* bekannte Längsschnittbild (Taf. 20, Fig. 4).

Bei der Erörterung der Einnervigkeit der „Honigblätter" weist Prantl (1887, S. 228) auf *Nigella* als die einzige Ausnahme hin, „wo die Honigblätter 3 Bündel erhalten, wie die mit schmaler Basis inserierten Perigonblätter". Der einzige Unterschied zu der Innervierung der Petalen der anderen Ranunculaceen-Gattungen liegt in der z. T. bereits im Receptaculum erfolgenden Verzweigung des einen Blattspurstranges.

Die Sepalen der untersuchten Arten sind alle ± herzförmig oder zeigen zumindest eine stark verschmälerte Basis. In den Stielabschnitt ziehen in der Tat ebenso wie in die Petalen 3 Hauptnerven ein, die zunächst unverzweigt bleiben. Die Spreite der Sepalen ist von einer reich verzweigten, geschlossenen Nervatur durchzogen. Die Innervierung ist jedoch im Gegensatz zu den unilakunären Petalen fast ausnahmslos tri- oder bilakunär-dreispurig. Nur bei *Nigella damascena* ist das innerste Sepalum regelmäßig unilakunär-einspurig. Das eine Leitbündel verzweigt sich sofort außerhalb der Stele in 3 Äste. Die gleiche Feststellung machte Brouland (l. c.).

Bei einer von mir untersuchten gefüllten Form werden die zusätzlichen Perianthblätter auf die gleiche Art innerviert wie das innerste Sepalum der normalen Blüten. Je höher die Blätter an der Blütenachse stehen, um so später erfolgt die Verzweigung des Blattspurstranges. Abb. 10a zeigt einen Knospenquerschnitt der gefüllten Form von *N. damascena*. Die 5 schmalen Blätter außen entsprechen jeweils der Rhachis der stark zerteilten Involukralblätter, die durch je einen kräftigen, in 3 Äste verzweigten Nerv innerviert werden. Die Blütenhülle besteht aus 21 gleichartigen Perianthblättern, die gestaltlich alle den Sepalen entsprechen. Sie sind herzförmig und kurz gestielt. Nur die innersten Blütenhüllblätter sind etwas kleiner und 2- bis 3zipfelig. Auch die

Nervatur stimmt weitgehend überein (aber andere Innervierung, s.o.!). Die 3 Nerven des Stieles bilden in der Spreite mit ihren Abzweigungen ein dichtes Nervaturnetz. Anastomosen sind nicht selten. Sie treten besonders an der Spitze auf, in der sich die bogenförmig durch die Spreite verlaufenden Seitennerven dem Medianus wieder nähern. Sind mehrere Zipfel ausgebildet, so ziehen die Seitennerven zu den Spitzen der seitlichen Abschnitte. Die Corolle fällt in den gefüllten Blüten aus. Die Stamina sind weniger zahlreich, aber normal ausgebildet. Das Gynoeceum entspricht dem normaler Blüten.

Außer *Nigella orientalis* besitzen die untersuchten Arten einen pentameren Kelch und eine oktomere Krone. Abweichungen von diesen Zahlenverhältnissen sind selten (vgl. Schöffel). Die Blütenorgane sind primär alle nach der Limitdivergenz von 137½° angeordnet. Auf die oft eintretenden sekundären Verschiebungen wurde oben schon hingewiesen. In der gefüllten Blüte (Abb. 10a) wird die Limitdivergenz auch später eingehalten, was durch das Fehlen einer Differenzierung im Perianth bedingt sein dürfte.

Bei *Nigella orientalis* ist die Krone nur noch fünfzählig (Abb. 10b) und alterniert mit dem isomeren Kelch. Die verschieden großen Lücken zwischen den 5 Petalen sind auf die Anordnung nach der Limitdivergenz zurückzuführen.

Garidella, Abb. 11

Garidella nigellastrum L. (= *Nigella nigellastrum* Willk.) weicht im Blütenbau von den *Nigella*-Arten ab. Die Blüten sind viel kleiner und das Größenverhältnis der Sepalen und Petalen ist umgekehrt. Die Sepalen werden ca. 5 mm lang und sind im oberen Drittel gezähnt. An der Basis sind sie kaum verjüngt. Die 3 parallel verlaufenden Nerven zeigen nur wenige dünne Seitenäste. Die Innervierung ist uni- bis trilakunär-dreispurig.

Die Petalen erreichen die doppelte Größe (8—10 mm) und bilden den Schauapparat der Blüte. Das einzelne Petalum gleicht sehr dem von *Nigella ciliaris*, ist aber einfacher gestaltet (Abb. 11a, b). Der durch das Nektarium gebildete Knick ist nicht so ausgeprägt, außerdem fehlen die für alle *Nigella*-Petalen typischen Wülste über der Nektargrube. Der Rand der Grube sowie die Ventralspreite sind dafür mit zahlreichen keuligen Haaren besetzt. Die abgebildeten Petalen sind noch nicht voll ausgewachsen. Abb. 11b zeigt die Knospenlage der beiden Zipfel des Kronblattes. In der entfalteten Blüte ist der Spreitenteil oberhalb der Nektargrube nach außen geschlagen (vgl. Baillon 1871, Fig. 15, S. 7).

Die Corolle ist bei *Garidella* ebenso wie bei *Nigella orientalis* dem Kelch isomer, die Petalen stehen aber episepal, d. h. Kelch und Krone sind superponiert (Abb. 11c). Die beiden Formationen der Blütenhülle sind hier also durchgehend schraubig angeordnet mit einer Divergenz von 144°:$^2/_5$Stellung (vgl. die Figuren bei Payer 1857, Pl. 56). Die Anordnung des z. T. asymme-

trisch reduzierten Androeceums ist kaum eindeutig festzustellen. In einer gleichmäßig ausgebildeten Blüte waren 8 Parastichen zu erkennen. Der mittlere Divergenzwinkel der Stamina entsprach der Limitdivergenz. Das Gynoeceum ist meist auf zwei einander gegenüberstehende Karpelle reduziert, die stets zu einem großen Teil verwachsen sind.

Delphiniinae, Abb. 12 und 13

Die 3 zygomorphen Gattungen *Aconitum*, *Delphinium* und *Consolida* bilden die Subtribus Delphiniinae[1]). Der Blütenbau dieser Sippen ist schon wiederholt genau untersucht und diskutiert worden. Besonders zu erwähnen sind: Payer 1857, Braun 1858, Eichler 1878 und Schrödinger 1909.

Schrödinger hat vor allem eine eingehende Analyse und Deutung der Blütenhüllen erarbeitet und auf die engen Beziehungen der 3 zygomorphen Sippen zu der Gattung *Nigella* hingewiesen. Außerdem wies er nach, daß die seitlichen, nektarsterilen Kronblätter der *Delphinium*-Arten den beiden Spornpetalen homolog sind. Schrödinger faßt wie folgt zusammen (S. 13): „Die Delphinien besassen früher eine Krone aus 8 gleichgestalteten Blättern, die an der Basis ihrer flächigen Spreite eine Honigtasche trugen. Aus diesem Zustand wurden sie dadurch zygomorph, dass die beiden median hinten stehenden Honigblätter ihre Nektartaschen spornig vertieften und in das sich gleichfalls aushöhlende unpaare Kelchblatt verbargen. Die übrigen Honigblätter stellten die Honigproduktion ein. Nachdem auf diese Weise der Honigapparat im Blütenhintergrund lokalisiert war, wurden die im vorderen Teil der Blüte stehenden 4 Kronblätter rudimentär, die 2 seitlichen der oberen Blütenhälfte, die dem Honigapparat unmittelbar benachbart waren, blieben erhalten und wurden ... zur Mitwirkung am Blütendienst herangezogen." Die Anordnung der Blütenhülle ist bei *Aconitum* und *Delphinium* mit der bei *Komaroffia* (Abb. 7b) oder den *Nigellen* mit 8zähliger Blumenkrone in der Tat identisch.

Während bei den *Delphinien* noch die 4 Petalen der oberen Blütenhälfte kräftig entwickelt sind, werden in der Gattung *Aconitum* nur die beiden den Spornpetalen entsprechenden Kronblätter zu langgestielten füllhornartigen „Nektarblättern" ausgebildet. Alle anderen Petalen bleiben, bedingt durch die ausgeprägte Zygomorphie und die damit verbundene einseitige Förderung, staminodienhaft oder verschwinden im Laufe der Ontogenese völlig.

Die typische Gestalt der Petalen von *Aconitum* und *Delphinium* ist allgemein bekannt. Bei Schrödinger (l. c.) und Troll (1957) finden sich hervorragende Abbildungen. Die Entwicklungsgeschichte wurde von Payer (l. c.) illustriert (Pl. 55 und 56). Bei *Consolida* war die Deutung des einen medianen Spornpetalums und damit die Deutung des gesamten Diagramms lange um-

[1]) Kürzlich wurde in China eine weitere, monotypische Gattung entdeckt und beschrieben, welche hier einzuordnen ist (Wang 1964). Die schwach zygomorphen Blüten von *Chienia honanensis* W. T. Wang sollen 5—6 nektarsterile Petalen besitzen.

stritten. Der Kelch besteht wie bei *Delphinium* aus 5 corollinischen Sepalen, die schraubig angeordnet sind (wahrscheinlich primär nach der Limitdivergenz). Das median hintere Sepalum bildet einen Hohlsporn, in den das einzige ausgebildete und ebenfalls gespornte Petalum hineinragt. Dieses eine Kronblatt entspricht jedoch den beiden asymmetrischen Spornpetalen der *Delphinium*-Arten, was schon allein durch den Vergleich der Innervierung deutlich wird (vgl. Abb. 12 a und d).

Das Androeceum bildet 5 antidrom verlaufende Schrägzeilen, statt 8 bei *Delphinium*. Das Gynoeceum ist monomer.

Payer, Braun und Baillon hielten das Petalum für ein einfaches Organ und postulierten deshalb eine dem Kelch isomere, episepale Krone (etwa wie bei *Garidella*), von der 4 Petalen unterdrückt sind. Die oktomere Corolle von *Delphinium*, *Aconitum* und *Nigella* deuteten Payer und Baillon als durch Dédoublement dreier Petalen der pentameren Krone entstanden. Die Paarung der Petalen vor den Sepalen ist jedoch durch die Anordnung nach der Limitdivergenz bedingt, wie Hirmer und Schöffel nachweisen konnten. Außerdem spricht die selbständige Innervierung sämtlicher Petalen gegen die Spaltungstheorie.

Eichler (Bd. II, S. 165 f.) erkannte die Doppelnatur des Petalums und deutete es als Verwachsungsprodukt zweier Petalen (Pet. 2+5= Phyllom 7+10) einer alternisepalen Krone. Schrödinger schloß sich der Ansicht von Alexander Braun an (S. 24): „Die *Consolida*-Krone besitzt der Anlage nach gewiss fünf episepale Blätter." (Gesperrt vom Verfasser.) Auf Grund der Analyse verschiedener Bildungsabweichungen (Literatur siehe dort) kommt er jedoch zu dem Schluß, daß die vor den 3 älteren Sepalen stehenden Primordien Doppelanlagen sind und *Consolida* also die gleiche oktomere Krone wie *Delphinium* besitzt. Eigene Untersuchungen an *Consolida regalis* S. F. Gray (= *Delphinium consolida* L.) lieferten einen weiteren Hinweis für das ursprüngliche Vorhandensein einer oktomeren Corolle auch innerhalb dieser Gattung. Wie aus Abb. 13 hervorgeht, steht das erste Staubblatt (Nr. 14) vor dem Sepalum Nr. 1. Es ist hier aber nur dann zu erwarten, wenn es sich an eine 8zählige Krone anschließt (vgl. *Komaroffia*, Abb. 7a). Schlösse das Androeceum an eine pentamere Corolle an, so müßte das älteste Staubblatt, das dann Phyllom Nr. 11 in der fortlaufenden Spirale wäre, vor dem 3. Sepalum stehen (vgl. *Nigella orientalis*, Abb. 10b). Die Angaben Schöffels (S. 369) über die Stellung des ersten Staubblattes in der *Consolida*-Blüte sind nicht zutreffend, da er von einer 5zähligen Corolle ausgeht.

Der mittlere Divergenzwinkel der Stamina von *Consolida regalis* betrug bei dem untersuchten Material 139°, die primäre Anordnung nach der Limitdivergenz ist also wahrscheinlich. Das einzige Karpell schließt sich direkt an die Schraube der Stamina an und ist daher in Abhängigkeit von der Staubblattzahl unterschiedlich orientiert.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt die üblichen Erscheinungen. Die Entwicklung des Petalums ist gegenüber der des Kelchblattes und auch der Stamina zunächst stark verzögert. Die Spornbildung des Petalums erfolgt — ähnlich wie bei *Aquilegia* — viel später als bei dem entsprechenden Sepalum (vgl. Abb. 12b und c). Bei dem älteren Petalum ist an der Basis auf der Oberseite eine schwach ausgebildete Querzone zu erkennen.

Bei *Aconitum* sind die jungen Petalen anfangs dem Petalum von *Consolida* sehr ähnlich. Nur wird hier später zwischen der zu einem Sporn ausgezogenen Nektargrube und der Blütenachse ein langer, filamentartiger Stiel entwickelt (Payer, Pl. 55, 56: Blütenentwicklung von *Aconitum lycoctonum* und *Delphinium divaricatum*).

Ranunculoideae

Janchen teilt die zweite große Unterfamilie der Ranunculaceae in 2 Tribus ein. Die meisten Gattungen der ersten Tribus — Anemoneae (Clematideae) — besitzen nur eine einfache Blütenhülle. Es wurden deshalb nur wenige Beispiele zum Vergleich untersucht.

Anemone s. str.

Für die Gattung ist ein corollinisches Perigon typisch. Die Zahlen- und Stellungsverhältnisse sind selbst bei nahe verwandten Arten verschieden. Bei *Anemone ranunculoides* L. ist das Perigon pentamer und schraubig, bei *A. nemorosa* L. dagegen besteht es meist aus 2 trimeren Wirteln. Andere Arten zeichnen sich durch ein polymeres Perigon aus, so z. B. *Anemone apennina* L. und *A. blanda* Schott et Kotschy mit ca. 12—18 schraubig angeordneten Tepalen. Nähere Angaben über die Stellungsmorphologie sind bei Schöffel (S. 344 ff.) zu finden.

Die Innervierung der Tepalen ist in den meisten Fällen trilakunär (Brouland l. c. und Smith 1926). Die einzelnen Leitbündel verzweigen sich besonders bei den großblütigen Formen sofort mehrfach, so daß schon an der Basis viele Nerven vorhanden sind. Nur für *A. nemorosa* gibt Brouland Einspurigkeit der Tepalen an, die er als „petaloide Sepalen" bezeichnet.

Die Nervatur breiter Tepalen ist meist offen-dichotom. Bei den Arten mit polymerem Perigon zeigen wenigstens die äußeren der hier schmaleren Tepalen mehrere Anastomosen, so z. B. bei *Anemone blanda* und *A. apennina*. Die Tepalen werden nach innen allmählich kürzer und schmaler. Die innersten Perigonblätter sind am Grunde nur noch einnervig, und die Nervatur besteht allein aus dem Medianus und dessen Abzweigungen, d. h. sie ist fiederig.

Knowltonia, Abb. 14

Diese in Süd-Afrika verbreitete Gattung hat ihre Stellung im System der Familie häufig gewechselt (vgl. Huth 1891). Nachdem sie früher zu *Adonis*

gestellt wurde, schloß Prantl (1891) die *Knowltonia*-Arten als Sektion in die Gattung *Anemone* ein. Nach Ulbrich (1905/06, S. 333) sollen zwischen *Knowltonia* und *Anemone* keine engeren Beziehungen bestehen. Hutchinson (1923) stellt die Gattung in die Nähe von *Ranunculus* und *Adonis*, während Gilg & Schürhoff (1932) sie wieder mit *Anemone* vereinen wollen.

Nach Prantl (1887) ist *Knowltonia* das Endglied einer Reihe, die innerhalb der Gattung *Anemone* das Entstehen einer differenzierten Blütenhülle deutlich macht. Diese Reihe führt von den Arten mit einheitlich corollinischem Perigon über *Anemone japonica* Sieb. et Zucc. mit leicht sepaloiden äußeren Tepalen zu *Knowltonia* mit einer in Kelch und Krone gegliederten Blütenhülle. Mir standen nur einzelne Blüten von Herbarmaterial zweier Arten zur Verfügung: *Knowltonia gracilis* DC. und *K. capensis* (L.) Huth (= *K. vesicatoria* (L. f.) Sims). Die Analyse der Blütenhülle ergab, daß die Differenzierung in Kelch und Krone nicht sehr ausgeprägt ist. Der Unterschied zwischen den „Sepalen" (Abb. 14b—d) und den „Petalen" (Abb. 14e und f) ist nicht größer als der zwischen den äußeren und inneren Tepalen von *Anemone apennina*. Weder in der Nervatur noch in der Insertionsbreite ist eine sprunghafte Änderung zu beobachten. Die Nervatur besteht bei allen Perianthblättern aus 3 Längsnerven und deren ± kurzen Abzweigungen. Anastomosen sind sehr selten. Die Vorblätter der Blüten sind den äußeren Perianthblättern gestaltlich sehr ähnlich, die Nervatur ist jedoch geschlossen und weicht in der oberen Hälfte, die ein relativ großes Spreitenrudiment darstellt, stark ab (Abb. 14a). Auch die Behaarung der Unterseite der äußeren Hüllblätter, die diese mit den Hochblättern gemeinsam haben, ist bei den sog. Petalen in schwacher Form noch zu finden. Außerdem sind bei vielen homoiochlamydeischen *Anemone*-Arten die äußeren Tepalen im Gegensatz zu den inneren stark behaart. Allein der Größenunterschied zwischen den 5 „Sepalen" und den 15 „Petalen" läßt eventuell eine Unterscheidung zwischen Kelch und Krone nach morphologischen Gesichtspunkten zu. Doch ist der Übergang auch in dieser Hinsicht ± gleitend (vgl. Abb. 14).

Die Färbung der Blütenhülle ist mir nicht bekannt. Die farbige Abbildung von *K. vesicatoria* im Botanical Magazine (vol. 20, t. 775, 1804) zeigt keine Unterschiede in der Färbung der grünlichen Perianthblätter. Gestaltlich und anatomisch ist bei dieser Art die Differenzierung noch geringer als bei *K. gracilis*. Die Ansicht Prantls von der Homologie des *Knowltonia*-Perianths mit dem der *Anemonen* hat sich also bestätigt. Es scheint mir jedoch günstiger, auch bei *Knowltonia* von einem P e r i g o n zu sprechen, wie es beispielsweise schon von Exell & Milne-Redhead (1960) durchgeführt wurde. In der Gattungsbeschreibung für *Knowltonia* heißt es auf S. 97: „Tepals more or less petaloid, about 15 but variable in number, the outer often somewhat smaller and slightly sepaloid." Auch Adamson & Salter (1950) verwenden bei der Beschreibung von *K. capensis* den Ausdruck „perianth segment", der im Englischen oft für Tepalum steht.

Hepatica, Abb. 15

Hepatica ist mit der Gattung *Anemone* nah verwandt und wird von vielen Autoren in sie eingegliedert. Der bei *Anemone* s. str. oft unterhalb der Blüte anzutreffende trimere Laubblattwirtel bildet bei den *Hepatica*-Arten ein kelchähnliches Involukrum, das von Troll (1957, S. 23) als Modell für die Kelchentstehung gewählt wurde. Wegen des im ausgewachsenen Zustand deutlich ausgebildeten Internodiums zwischen dem Involukrum und dem corollinischen Perigon kann jedoch nicht von einem Kelch gesprochen werden, obwohl auch die Innervierung der Involukralblätter ganz der typischer Sepalen gleicht. Dieser Einwand gilt hier besonders deshalb, weil bei den nahverwandten *Anemone*-Arten das entsprechende Internodium viel länger und das Involukrum laubblattartig ist. Das Vorhandensein des kurzen Internodiums bei *Hepatica* wäre allein kein Argument gegen die Auffassung der Hochblatthülle als Kelch (vgl. die Anthophorbildung bei den Silenoideen!).

Die blauen Tepalen von *Hepatica nobilis* Mill. (= *Anemone hepatica* L.) zeigen eine unterschiedliche Bündelversorgung. Nach Brouland werden alle Tepalen unilakunär-einspurig innerviert. Nach Angabe von Smith (1926) sind alle Übergänge von trilakunär bis unilakunär-dreispurig zu beobachten. Nur die obersten Tepalen sollen manchmal einspurig sein. Nach eigenen Untersuchungen sind die Tepalen der verwandten *Hepatica angulosa* DC. (= *Anemone transsilvanica* (Fuss) Heuffel) alle tri- und bilakunär-dreispurig. Die Blüten dieser Art sind im Perianth meist zyklisch-trimer (vgl. Abb. 15b). Nach Schöffel sind azyklische Blüten nicht selten.

Die Entwicklungsgeschichte spricht eindeutig für eine Homologie der Tepalen mit den Sepalen der Ranunculaceen mit doppelter Blütenhülle und bestätigt somit die Auffassung von Eichler (Bd. II, S. 156). Obwohl die Involukralblätter die schützende Funktion der Sepalen übernehmen, entwickeln sich die Tepalen gleichmäßig weiter, ohne die für Petalen typische Verzögerung (Abb. 15). Außerdem ist eine Förderung der mittleren Stamina auffällig, die sich im Lauf der Entwicklung noch stärker ausprägt.

Anatomie und Ontogenie sprechen somit eindeutig gegen eine staminale Herkunft der petaloiden Tepalen der Anemoneen, wie sie von Troll (1927, 1928, S. 190 f.) und Goebel (1933, S. 1863) angenommen wurde. Die gelegentlich als Bildungsabweichungen auftretenden Zwischenformen zwischen Tepalen und Stamina (siehe Troll 1928, S. 190) sprechen nicht gegen die Hochblattnatur der Tepalen, sie bedeuten jedoch die mögliche Einschaltung echter Zwischenformen auch zu den Stamina unter entwicklungsphysiologischer Umstimmung von seiten des Androeceums.

Pulsatilla, Abb. 16

Die Blütenverhältnisse entsprechen weitgehend denen der Gattung *Anemone*. Bei einigen Arten der Sektionen *Pulsatilla* und *Semicampanaria* tre-

ten als Besonderheit nektarsezernierende Staminodien auf. 3 Arten der Sektion *Pulsatilla* standen mir zur Verfügung.

In den Blüten von *Pulsatilla albana* (Stev.) Bercht. et Presl wird eine große Menge stark duftenden Nektars produziert. Die Nektarien sind winzige keulige Staminodien (Abb. 16a und b). Die sezernierenden Staminodien von *P. vulgaris* Mill. (Abb. 16c und d) sind nicht so stark reduziert und erinnern an junge Stamina, ebenso wie die von *P. pratensis* (L.) Mill. (Abb. 16e). Die Staminodien der beiden letztgenannten Arten zeigen auf der Ventralseite ihres kopfigen Abschnittes zwei bzw. eine seichte Eindellung, die wenigstens bei *Pulsatilla pratensis* an die Nektargrube mancher nektarfertiler Petalen erinnert.

In dem verbreiterten Teil der Staminodien sind häufig 2 unzusammenhängende Reihen von Tracheiden zu beobachten, die parallel zu dem einzigen vorhandenen Leitbündel verlaufen, ohne jedoch mit diesem in Verbindung zu treten. Der Plasmareichtum der Epidermiszellen läßt vermuten, daß die gesamte Oberfläche des Köpfchens als Nektarium fungiert.

Der Übergang von den Staminodien zu den Stamina ist gleitend. Es ist nicht möglich, zwischen den beiden Formen eine Grenze zu ziehen, obwohl der Größenunterschied erheblich ist (z. B. *P. vulgaris:* Staminodien 1,5—2 mm, Stamina bis 20 mm lang).

In den langsam größer werdenden Staminodien treten zunächst vereinzelte Endotheciumzellen auf; in anderen Formen schließen sie sich zusammen, bis schließlich fertile Pollensäcke gebildet werden. Die bei *Hepatica* beschriebene akropetal zunehmende Förderung bzw. abnehmende Hemmung im Androeceum ist hier so extrem ausgebildet, daß die untersten Stamina nicht mehr voll ausdifferenziert werden, sondern die Funktion von Nektarien übernehmen.

Clematis

Bei der artenreichen Gattung *Clematis* setzt sich die dekussierte Blattstellung im Perigon fort, das meist aus 2+2 Tepalen besteht. Auch die Sporophylle sind zyklisch angeordnet (vgl. Schöffel). Die Tepalen werden nach Brouland wenigstens durch 3 getrennt aus der Stele abzweigende Leitbündel innerviert. Die am Grunde kaum verschmälerten Tepalen werden häufig von ca. 7 parallel verlaufenden, kräftigen Leitbündeln durchzogen, die an der Spitze des Blattes zusammenstoßen. Zwischen den Längsnerven ist ein dichtes Netz schwächerer Nerven entwickelt.

Bei *Clematis alpina* (L.) Mill. (= *Atragene alpina* L.) stehen vor den durch die 4 Tepalen gebildeten Lücken petaloide Staminodien, die von Bentham & Hooker (1862—67, S. 3) als Petalen bezeichnet werden. Neben den 4 größten Staminodien sind meist noch weitere ausgebildet, die regelmäßig gleitende Übergänge zu den Stamina zeigen. Die spatelförmigen Staminodien

sind im unteren Teil meist einnervig. In dem verbreiterten Apikalabschnitt ist eine ± geschlossene Nervatur zu beobachten. Da hier — ähnlich wie bei *Pulsatilla* — auf Grund des stets vorhandenen gleitenden Übergangs eine Grenzziehung zwischen den petaloiden Blättchen und dem Androeceum nicht möglich ist, wird die Bezeichnung „Staminodium" für diese Phyllome als günstiger angesehen. Die nahestehende Gattung

Naravelia, Abb. 17,

ist mit einer doppelten Blütenhülle ausgestattet. Die Sepalen sind klein und hinfällig. Es sind 6—12 schwach keulenförmige Petalen vorhanden, die nach Angabe von Prantl (1887) auf der ganzen Oberfläche mit Ausnahme der des Stieles drüsig sind. Die Petalen von *Naravelia zeylanica* (L.) DC. werden trotz relativ fleischiger Textur von nur einem, allerdings sehr kräftigen Nerv durchzogen (Abb. 17a). Die Stamina (Abb. 17b) sind klein und im Filament stark abgeflacht. Die Antheren sind intrors. Übergange zwischen Petalen und Stamina wurden in den 10 untersuchten Blüten nicht vorgefunden.

In dem System von Janchen folgen an dieser Stelle die Kingdoniinae. Zu dieser Subtribus werden 2 monotypische Gattungen gerechnet: *Kingdonia* und *Circaeaster*. Die Zusammenfassung der beiden Taxa geht auf Diels (1932) zurück. Von den nur aus China und dem Himalayagebiet bekannten Arten stand mir kein Material zur Verfügung, und ich kann deshalb nur auf einige neuere Veröffentlichungen hinweisen: Foster 1959, 1961 und 1963; Tamura 1963.

Ranunculeae

Die Abgrenzung der in der Subtribus Ranunculinae zusammengefaßten Gattungen ist sehr unterschiedlich. Von den 18 bei Janchen aufgeführten Gattungen werden von Buchheim (1964) nur 5 anerkannt. 14 der 18 Gattungen werden der großen Gattung Ranunculus angegliedert (ca. 400 Arten insgesamt).

Trautvetteria

ist mit 2 Arten eine kleine Gattung, der als einziger unter den Ranunculinae „Nektarblätter" fehlen. Die Blüten besitzen nur ein einfaches Perianth, das dem der Anemoneen entspricht, also ein Perigon. Auf die Übereinstimmungen zwischen *Trautvetteria caroliniensis* und *Hydrastis canadensis* wurde in dem Abschnitt über *Hydrastis* bereits hingewiesen.

Ranunculus s. l., Abb. 18—20, Taf. 21, Fig. 5

Von der vorwiegend holarktisch verbreiteten Gattung *Ranunculus* wurden schon viele Vertreter eingehend untersucht. Die Form der Petalen der mit-

teleuropäischen *Ranunculus*-Arten ist allgemein bekannt. Sie sind rund bis elliptisch und mit schmaler Basis inseriert. Manchmal ist ein kurzer Stiel ausgebildet. Alle *Ranunculus*-Petalen besitzen ein oder (selten) mehrere Nektarien, die meist nahe der Basis eine flache Grube bilden. Die Grube ist entweder nackt, in einer Tasche versenkt oder von einer an den Seiten freien Nektarschuppe überdeckt. Bei einigen Arten ist die Nektarschuppe röhrenförmig. Benson (1939 und 1940) unterscheidet nach den verschiedenen Formen der Nektarschuppen 5 Petalentypen, die für die Gliederung der Gattung von Bedeutung sind.

Das Petalum von *Ranunculus auricomus* L. gehört zu einem weit verbreiteten Typ. Es ist fast kreisrund und zeigt nur am Grund einen kurzen, stark verjüngten Abschnitt. In diesem Teil, direkt über der Basis, ist das taschenförmige Nektarium zu finden. In der Umgebung des Nektariums ist das gelbe Petalum matt, im oberen Teil dagegen glänzend, was durch einen hohen Stärkegehalt des Gewebes bedingt ist (vgl. Parkin 1928).

Die Nervatur ist dichotom und besteht vorwiegend aus den Verzweigungen der beiden Seitennerven, die unterhalb des Nektariums von dem Medianus abzweigen. Anastomosen sind nicht selten. Die kleineren, ovalen Sepalen sitzen mit breiter Basis an der Blütenachse. In die Sepalen treten stets mehrere Leitbündel ein, die fast alle mehrere kurze Seitenäste abgeben. Die Sepalen sind auf der Unterseite stark behaart.

Es gibt bei *R. auricomus* Formen, bei denen die Petalen alle oder z. T. ausfallen bzw. durch Stamina ersetzt werden (staminale Pseudapetalie, nach Murbeck 1918). Übergangsformen zwischen Stamina und Petalen sind nicht selten und wurden von Murbeck (l. c.) und Salisbury (1919) beschrieben und abgebildet. Übergänge zwischen Hochblättern und Sepalen (vgl. Schöffel, S. 334) sowie zwischen Sepalen und Petalen sind aber auch öfter zu beobachten.

Bei *R. auricomus* und *R. bulbosus* L. konnte ich wiederholt Mittelformen beobachten, an denen Sepalen- und Petalenmerkmale gemischt auftraten. Gestaltlich glichen sie den Petalen; einzelne Teile bestanden jedoch aus Kelchblattgewebe, welches stets scharf gegen das typische Petalengewebe abgegrenzt war.

Während diese chimärenartigen Bildungen eventuell durch Kulturmaßnahmen verursacht sein können — es handelte sich um Material aus dem Botanischen Garten in Berlin-Dahlem —, wurden bei vom natürlichen Standort stammenden Material von *Ranunculus bilobus* Bertol. gleitende Übergänge zwischen Kelch und Krone festgestellt (Abb. 18). Die Art ist ein Endemit der Berge westlich des Gardasees (Fundort: Bocca di Cablone, Judikarische Alpen).

Bei den äußeren Sepalen verschmelzen die drei Hauptnerven an der Spitze des Blattes und bilden einen ausgedehnten Komplex von Leitelementen. Diese Erscheinung haben sie mit den Hochblättern gemeinsam, wodurch die Homologie der beiden Blattformen deutlich wird (Abb. 18a—c). Innerhalb des 5- bis 7zähligen Kelches wandelt sich die Gestalt der Sepalen gleitend bis zu

der Form der typischen Petalen (Abb. 18e). Die Basis wird schmaler, die größte Breite verschiebt sich bis über die Mitte hinaus, und der apikale Einschnitt wird tiefer. Die Nervatur der obersten Sepalen entspricht ganz der Nervatur der Petalen (Abb. 18d). Eine Behaarung ist nicht vorhanden. Auch in der Färbung bestehen gleitende Übergänge von den blaßgrünen Sepalen zu den weißen Petalen.

Die (5—8) Petalen besitzen ein kleines, schwach taschenförmiges Nektarium. Die Nervatur entspricht ganz der von *R. auricomus*. Petalen mit fiederiger Nervatur, wie sie in der Abbildung bei Troll (1928, S. 196, Abb. 145, nach Hegi) zu beobachten ist, konnte ich nicht feststellen.

Die Petalen von *Ranunculus aconitifolius* L. mit röhrenförmiger Nektarschuppe wurden von Leinfellner (1959) untersucht und als peltat-diplophylle Blätter gedeutet. Er geht bei seiner Deutung von mißgebildeten Petalen von *R. sceleratus* L. aus. Bei dem von mir untersuchten Material dieser Art waren die Nektarien der Petalen stets von einem hufeisenförmigen Wulst umgeben. Sehr ähnliche Nektarschuppen wurden vereinzelt an Petalen von *R. platanifolius* L. gefunden, bei denen der das Nektarium umgreifende Wall apikal nicht geschlossen war. Die röhrige Nektarschuppe läßt sich also wahrscheinlich auch von den einfach-peltaten Petalen ableiten (vgl. auch Leinfellner 1964).

Die bisher beschriebenen Petalen waren alle größer als die Sepalen derselben Blüte. Bei *R. sceleratus* sind Sepalen und Petalen etwa gleichgroß. Das gleiche Größenverhältnis liegt bei *R. cymbalaria* Pursh (= *Halerpestes cymbalaria* (Pursh) E. L. Greene) vor. Die Petalen sind hier elliptisch und deutlich gestielt. Sie sind mit einer flachen, nackten Nektargrube am oberen Ende des Stieles versehen, wodurch sie den Petalen von *Trollius europaeus* sehr ähnlich sind. Die Nervatur legt denselben Vergleich nahe. Der Stiel wird von einem Leitbündel durchzogen, das erst in der Höhe des Nektariums 2 Seitennerven abgibt.

Die winzigen Blüten (⌀ 2—2,5 mm) von *Ranunculus lateriflorus* DC. (= *Buschia lateriflora* (DC.) Ovcz.) haben einen corollinischen Kelch, der aus 5 Sepalen besteht. Die 2—4 Petalen sind kleiner als die Sepalen und gleichen gestaltlich denen von *Coptis*. Sie sind mit einer relativ großen Nektartasche ausgestattet (vgl. Ovczinnikov 1940, Abb. 1 und Leinfellner 1958, Abb. 2, S. 190).

Der peltate Bau der *Ranunculus*-Petalen, d. h. ihre Homologie mit den röhrigen Petalen anderer Ranunculaceen, wurde durch die anatomischen Untersuchungen von Arber (1936) und die morphologischen Untersuchungen von Leinfellner (1958) nachgewiesen.

Die Petalen von *R. apiifolus* Pers. (= *Aphanostemma apiifolius* (Pers.) St. Hil.) sind ein bekanntes Beispiel für eine ausgefallene, an die unscheinbaren röhrigen Petalen von *Helleborus* erinnernde Petalenform (Eichler, Bd. II, S. 160; Troll 1928, S. 95, Abb. 38). Die viel größeren Sepalen sind weiß

und bilden den Schauapparat der Blüte. (Bei der Abbildung von De Lessert (1820, Bd. I, t. 26) sind die Petalen allerdings genau so groß wie die Sepalen!).

Stark abweichend sind die Perianthverhältnisse auch bei *Ranunculus gusmanni* Humb. et Bonpl. ex DC., [„*Guzmanni*"]. Mir lag eine Blüte von fixiertem Material vor. (Nariño, Colombia, 3700 m, leg. St. Vogel, 10. 7. 1956, Herb. Nr. 293.) Die großen Blüten (⌀ 30—50 mm) sind außen ziegelrot und innen orangegelb (briefliche Mitteilung von St. Vogel). Die 5 Sepalen sind rundlich und schüsselförmig gewölbt. Die Unterseite ist ebenso wie der Blütenstiel und das unter der Blüte stehende Hochblatt dicht mit Haaren besetzt.

Die 5 Petalen sind beträchtlich kleiner als die Sepalen und durch eine eigenartige Form ausgezeichnet (Abb. 19). Sie sind in einen langen, kräftigen, von 3 Leitbündeln durchzogenen Stiel und eine Spreite gegliedert, die etwa doppelt so breit ist wie lang. An der Grenze zwischen Stiel und Spreite ist eine kurze, unregelmäßig gelappte Ventralspreite entwickelt, die sich über die ganze Breite des Blattes erstreckt und am Rand in die Dorsalspreite übergeht (Abb. 19b). Unter der Ventralspreite ist ein ausgedehntes Nektarium entwikkelt. Die Dorsalspreite wölbt sich über das Nektarium (Abb. 19a und c). An der in Gestalt einer kräftigen Säule ausgebildeten Blütenachse sind ca. 100 Stamina schraubig angeordnet. Das Gynoeceum besteht aus über 100 sehr kleinen Karpellen und ist durch ein kurzes (2 mm), kahles Achsenstück, einen Gynophor, von dem Androeceum getrennt.

Die Blütenanatomie wurde schon bei vielen *Ranunculus*-Arten untersucht und beschrieben. Kumazawa (1930) befaßte sich mit 8 japanischen Arten, Brouland (1935) berücksichtigte 33 Arten. Die Innervierungsverhältnisse in der Blütenhülle sind sehr variabel. In vielen Fällen ist die Innervierung der Sepalen und der Petalen typisch verschieden. Gleitende Übergänge zwischen der dreispurigen Bündelversorgung der Sepalen und der einspurigen der Petalen sind jedoch auch nicht selten. So wird z. B. bei *Ranunculus sceleratus* das oberste Sepalum häufig in der gleichen Weise innerviert wie die Petalen. Der Verzweigungsort des Blattspurstranges rückt langsam von der Stele zur Peripherie des Receptaculums (vgl. auch Brouland, S. 183, fig. 78, III). Nach Brouland sind bei einigen Arten die Petalen z. T. zweispurig (*R. anemonaefolius* DC., *R. lingua* L., *R. gramineus* L. u. a.). Allerdings werden hier die Sepalen durch entsprechend mehr Bündel (4—6) innerviert.

Besonders interessant sind die Verhältnisse bei *R. lomatocarpus* Fisch et Mey., bei dem Sepalen und Petalen auf die gleiche Art (einspurig-dreiästig) versorgt werden. Nach Kumazawa (1930) kann man bei *Ranunculus kawakamii, R. flagellifolius* und *R. yatsugatakensis* die Innervierung der Kelch- und Kronblätter ebenfalls nicht unterscheiden.

Auf die sehr eingehende Schilderung der Ontogenie der Blüten von *Ranunculus repens* L. durch Tepfer (1953) wurde oben schon hingewiesen. Im Perianth stimmt die frühe Entwicklung wieder völlig mit der von *Helleborus* überein. Die Blütenorgane werden akropetal angelegt. Die den Staubblatt-

primordien zunächst sehr ähnlichen Petalenanlagen stellen ihr Spitzenwachstum früh ein, und ihre Entwicklung ist dann bis kurz vor der Anthese stark verzögert (Abb. 20a—c). Das spätere schnelle Heranwachsen der Petalen ist das Ergebnis von interkalarem Wachstum und Zellstreckung.

Die Angaben Salisburys (1931) über die zentrifugale Entwicklung der Petalen bei *R. parviflorus* L. dürfte auf einem Beobachtungsfehler beruhen. Die Anlage erfolgt auch bei den von mir untersuchten Arten *(R. sceleratus* und *R. platanifolius)* stets akropetal. Nach der Ausbildung der Querzone, aus der später die Nektarschuppe hervorgeht, gleichen die Petalenanlagen denen von *Helleborus* und *Nigella* (Fig. 3 und 4) außerordentlich stark (vgl. Abb. 20b und Fig. 5, Taf. 21).

Die *Ranunculus*-Blüten werden häufig als hemizyklisch bezeichnet. Es zeigte sich jedoch, daß in den beiden Perianthwirteln keine Äquidistanz der Glieder vorliegt. In Abb. 20d ist der typische Wechsel weiter und enger Lücken zwischen den einzelnen Petalen deutlich zu sehen, wie er bei einer Anordnung nach der Limitdivergenz normal ist. Die bei manchen Arten schwankenden Zahlenverhältnisse in Kelch und Krone sprechen ebenfalls für eine durchgehend schraubige Anordnung aller Blütenorgane (vgl. Schöffel, S. 331 ff. und Hirmer 1931). Schöffel konnte selbst für *R. ficaria* L., von dem Benoist (1950) mehrere Exemplare mit 5zähligem Kelch fand, eine primäre Anordnung nach der Limitdivergenz nachweisen. Salisbury (1919 und 1931) sieht, ausgehend von dieser Art und anderen im Perianth dreizähligen Taxa, die trimer-wirtelige Organstellung als primär an. (Die gleiche Auffassung vertritt Janchen 1949, S. 5.) Durch Verschmelzung je eines Blattes zweier Wirtel sollen dann die pentameren Blütenhüllen entstanden sein. Durch Verwachsungen, Vermehrung und Reduktion einzelner Organe soll die Wirteligkeit verdunkelt werden. Diese Ansicht erscheint mir gegenüber der Limitdivergenztheorie unnötig kompliziert. Außerdem spricht sowohl die selbständige Innervierung aller Blätter der 5zähligen Blütenhüllen als auch der Vergleich mit anderen eindeutig azyklischen Ranunculaceen-Gattungen gegen die Hypothese von Salisbury.

Myosurus, Abb. 21 und 22

Myosurus minimus L. ist wegen seiner stark verlängerten Blütenachse allgemein bekannt (Abb. 21e). Bei der Anthese ist sie allerdings kaum länger als die von *Ranunculus cymbalaria;* ihre volle Länge erreicht sie erst postfloral, als Fruchtachse.

Eichler (Bd. II, S. 162) gibt als Unterscheidungsmerkmal gegenüber *Ranunculus* u. a. die gespornten Kelchblätter an (vgl. Abb. 21a). Die Sporne sind jedoch nicht hohl, wie man vielleicht der Abbildung bei Prantl (1891, S. 64, Fig. 48 B, nach Baillon) entnehmen könnte, es handelt sich vielmehr um solide Anhängsel, die aus sehr großen und plasmaarmen Zellen bestehen.

Die Nervatur der mit einem häutigen Saum umgebenen Sepalen besteht nur aus dem Medianus und 2 am Grunde von diesem abzweigenden Seitennerven. Die Petalen erreichen die gleiche Länge wie die Sepalen, sind dabei aber staminodienhaft schmal (Abb. 21b und c). An der Grenze zwischen dem langen Stiel und der kurzen, nach außen geknickten Spreite findet sich eine Nektargrube. Übergangsformen zu den sehr ähnlich gestalteten Stamina sind nicht selten (Abb. 21 d). Schöffel erwähnt auch Übergänge von Sepalen nach Petalen. Leider werden die Zwischenformen nicht beschrieben.

Die Petalen sind in jungen Entwicklungsstadien der Blüte an der typischen Verzögerung der Entwicklung und an der Querzonenbildung zu erkennen (Abb. 21e—g). Im Gegensatz zu den meisten *Ranunculus*-Arten sind die Zahlenverhältnisse bei *Myosurus minimus* stark schwankend. Nach Schöffel können bis zu 11 Sepalen und bis zu 9 Petalen auftreten. Trapl (1912) gibt niedrigere Werte an. Die von mir untersuchten Blüten waren im Kelch alle 5zählig, die Krone bestand meist aus nur 3 Petalen (Abb. 22b).

Die winzigen Pflänzchen bilden zunächst eine endständige Blüte aus. Deren Kelchblätter schließen sich direkt an die Schraube der Laubblätter an, die an der leicht konkav gewölbten, kurzen Achse eine Rosette bilden. Sämtliche Blätter, im vegetativen wie im floralen Bereich, sind nach der Limitdivergenz angeordnet (mittlerer Divergenzwinkel: 138°, vgl. Abb. 22a, a′ und b). Neben der Endblüte wurden 0 bis 6 oder mehr Seitenblüten gezählt, die in den Achseln der oberen Laubblätter standen (vgl. Abb. 22a′).

Laccopetalum, Abb. 23 und 24

Die monotypische Gattung bildet bei Janchen eine eigene Subtribus. *Laccopetalum giganteum* (Weddell) Ulbrich wurde 1906 von Ulbrich zu einer eigenen Gattung erhoben. Es war mir vergönnt, das der Beschreibung Ulrichs zugrunde liegende Material selbst zu untersuchen. Es handelt sich um sehr gut erhaltenes Alkoholmaterial, das A. Weberbauer (nr. 4224) am 9. 6. 1904 in Peru, zwischen Hualgayoc und Cajamarca in 4100—4200 m Höhe gesammelt hat und das im Botanischen Museum in Berlin-Dahlem aufbewahrt wird.

Die Blüten der eigenartigen Pflanze erreichen etwa die Größe einer mittelgroßen Pfingstrose (*Paeonia*). Die Färbung der Perianthblätter ist mir nicht bekannt. Ein Habitusbild sowie einige Detailabbildungen finden sich bei Ulbrich (1906).

Der Übergang von den Hoch- zu den Kelchblättern ist gleitend (Abb. 23a bis d). Die gezähnte Spreite der spatelförmigen Blätter verschwindet. Die Scheide wird kürzer und breiter. Abb. 23c zeigt ein Hochblatt, das direkt unterhalb des pentameren Kelches ausgebildet war. Ähnlich sepaloide Hochblätter waren bei jeder der 6 untersuchten Blüten an der gleichen Stelle zu finden. Das Spreitenrudiment an der Spitze des Blattes war z. T. noch kräftiger ent-

wickelt. Die Sepalen (Abb. 23d) sind am Grunde fleischig. Der Rand ist lang bewimpert. Die 7 Längsnerven ziehen zunächst parallel durch das Blatt und bilden weiter oben eine gabelige Nervatur, die an Anastomosen reich ist. Die seitlichen Abschnitte der kurz über der Basis stark verbreiterten Sepalen werden durch starke Aufgabelung der äußeren Längsnerven innerviert (Abb. 23d′). In dem verdickten Basalteil sind die Hauptnerven durch mehrere zarte, invers orientierte Leitbündel überlagert (Abb. 24a).

Die stets in Fünfzahl vorhandenen Petalen sind etwas kleiner als die Sepalen. Sie sind sehr fleischig und besitzen in ihrem oberen Teil zahlreiche Nektargruben, die in einem parallel zum Blattrand verlaufenden Bogen angeordnet sind (Abb. 23e). Die Petalen sind nicht behaart, der distale Rand ist oft schwach gezähnt. Kurz oberhalb der Ansatzfläche ist in den Petalen ein geschlossener Leitbündelring zu beobachten (Abb. 24c). Die invers gebauten Leitbündel ziehen bis unter die in den Gruben gelegenen Nektarien und enden schließlich in der freien Ventralspreite. Über dem Nektarium sind in der Hauptspreite nur noch normal orientierte Bündel vorhanden (Abb. 24b, b′ und b″). In dem unteren, fleischigen Teil der Petalen sind also Ventral- und Dorsalspreite kongenital verwachsen.

Die Stamina der in hohem Maße polyandrischen Blüten werden von Ulbrich als einnervig beschrieben. Ich konnte jedoch feststellen, daß die untersten, stärker entwickelten Staubblätter von der Basis an 3 Leitbündel besitzen (Abb. 24d). Dieses ist eine für Ranunculaceen einmalige Erscheinung. Im Bereich der extrorsen Anthere verzweigen sich die 3 Bündel meist. Zwischen dem Androeceum und dem aus mehreren hundert winzigen Karpellen bestehenden Gynoeceum ist ein 10—15 mm langer Gynophor ausgebildet.

Ein Vergleich mit den Blütenstrukturen von *Ranunculus gusmanni* drängt sich auf, da nicht nur habituell, sondern besonders in Einzelheiten große Ähnlichkeiten bestehen. Auffällig ist die übereinstimmende Gestalt der Stamina sowie, bei den gleichen hohen Zahlenverhältnissen im Androeceum und Gynoeceum, die Ausbildung eines Gynophors. Von dem Erstbeschreiber wurde die Art deshalb zu *Ranunculus* gestellt, und auch Ulbrich verweist auf die Ähnlichkeit der beiden Arten. Es bleibt deshalb zu prüfen, ob die Abtrennung von *Laccopetalum* als eigene Subtribus gerechtfertigt ist, zumal der Unterschied zwischen den Petalen der genannten Arten auch nicht so erheblich ist. Das bei *Ranunculus gusmanni* ebenfalls relativ stark entwickelte Nektarium ist bei *Laccopetalum* nur in mehrere isolierte Nektargruben unterteilt.

Callianthemum

bildet zusammen mit *Adonis* die letzte Subtribus der Ranunculeae. Die Arten der Gattung wurden früher unter *Ranunculus* geführt, bis sie wegen ihrer hängenden Samenanlage als eigene Gattung abgetrennt wurden. Die Perianthverhältnisse gleichen weitgehend denen der *Ranunculus*-Arten mit schwanken-

den Zahlenverhältnissen in der Blütenhülle. Bei *Callianthemum anemonoides* (Joh. Zahlbr.) Endlicher (= *C. rutifolium* (L.) C. A. Meyer) wurden 5—7 Sepalen und zahlreiche (ca. 15) Petalen festgestellt. Die obersten Sepalen sind größer als die ersten 5. Sie sind den Petalen gestaltlich ähnlich, doch bestehen in der Nervatur eindeutige Unterschiede. Nektargrube und Nervatur der Petalen entsprechen den von den *Ranunculus*-Petalen bekannten Formen. Nach Schaeppi & Frank (1957) sollen bei der gleichen Art vereinzelt nektarsterile Kronblätter vorkommen. Diese Tatsache unterstützt die von Janchen vorgenommene Umstellung von *Callianthemum* in die Nähe der Gattung

Adonis, Abb. 25 und Taf. 21, Fig. 6,

bei der nur nektarsterile („echte") Petalen angetroffen werden. Die Sepalen sind stets kleiner. Der Schauapparat wird von den ± zahlreich vorhandenen Petalen gebildet. Alle Blütenorgane sind schraubig nach der Limitdivergenz angeordnet. Das Perianth von *Adonis flammeus* Jacq. (Nomenklatur nach Riedl 1963) soll näher beschrieben werden. Bei den distal regelmäßig gezackten Sepalen (Abb. 25a) ist eine enge Beziehung zu den Hochblättern unverkennbar. [Bei *Adonis annuus* L. (= *A. autumnalis* L.) wurden mehrere Sepalen mit laubblattähnlicher Gliederung beobachtet. Vgl. auch Troll 1928, S. 76, Abb. 28.] In das mit breiter Basis ansitzende Sepalum treten meist 5 Leitbündel ein, von denen der kräftige Mittelnerv unverzweigt bleibt. Die Seitennerven gabeln sich mehrmals. Anastomosen treten außerordentlich selten auf. Am Grunde sind die Sepalen außen leicht behaart.

Die Nervatur der nektarsterilen Petalen ist durch völlige Offenheit charakterisiert (Abb. 25b). Sie zeigen große Übereinstimmung mit den Petalen von *Ranunculus* und *Callianthemum*, bei denen allerdings oft noch einige Anastomosen anzutreffen sind. Trotz des Fehlens der Nervenverbindungen bei *Adonis* kann ich diesen Nervaturtyp nicht als stark abweichend betrachten, wie es Chrtek (1962) tut. Meiner Ansicht nach handelt es sich dabei nur um einen geringeren quantitativen und nicht um einen grundsätzlichen Unterschied. Nach Arnott & Tucker (1963) sind beispielsweise bei *Ranunculus repens* var. *pleniflorus* 30% aller Petalen mit völlig offener Nervatur versehen.

Übergänge zwischen Stamina und Petalen sind oft zu finden. Die Innervierung der Sepalen ist meist trilakunär. Der eine Blattspurstrang der Petalen verzweigt sich oft noch vor Eintritt in das Blatt.

Im Laufe der Blütenentwicklung sind die gleichen Beobachtungen zu machen wie bei den anderen Ranunculaceen-Petalen. Besonders die typische Entwicklungsverzögerung ist auffällig (vgl. Abb. 25c: *A. flammeus* und Fig. 6: *A. vernalis*). Eine Querzone wird nicht angelegt. Die Andeutung eines rudimentären Nektariums, wie sie von Eichler (Bd. II, S. 162) angegeben wird, konnte nicht beobachtet werden.

Gestalt, Innervierung, Nervatur und Ontogenie der Perianthblätter von

Adonis bestätigen somit die Ansicht Janchens, nach der die Petalen dieser Gattung von den nektarfertilen Petalen („Nektarblättern") der anderen Ranunculaceen herzuleiten sind. Die gleiche Auffassung wurde schon von Baillon (1871, S. 47) vertreten: „The already formed flower show that the petals continue the spiral series of stamens externally without its being possible to fix the bounderies between them; so we ought, in all probability, to consider them as staminodes like the nectaries of the Hellebores, etc."

Die Auffassung von Prantl (1887), der die doppelte Blütenhülle von *Adonis* mit der von *Knowltonia* gleichsetzt, wird endgültig widerlegt.

d) Zusammenfassung

Die beiden Gattungen der Hydrastidoideae — *Glaucidium* und *Hydrastis* — sind nur wenig miteinander verwandt und stehen auch in der Familie sehr isoliert. Beide Gattungen besitzen ein Perigon, d. h. eine einfache Blütenhülle. Bei *Glaucidium* sind die 2+2 Tepalen groß und petaloid. Bei *Hydrastis* dagegen sind die Tepalen des trimeren Perigons unscheinbar und hinfällig. Die Blüten von *Hydrastis canadensis* gleichen im Habitus und im Diagramm sehr denjenigen von *Trautvetteria*, einer Gattung der Ranunculeae.

Die Perianthgestaltung der in den Helleboroideae vereinigten Gattungen ist sehr mannigfaltig. Die Mehrzahl der Gattungen besitzen eine doppelte Blütenhülle. Der Kelch ist meist corollinisch ausgebildet und fungiert als Schauapparat. Bei manchen *Trollius*-Arten ist der polymere Kelch in mehr sepaloide (äußere) und mehr petaloide (innere) Sepalen differenziert.

Die Petalen sind meist kleiner als die Kelchblätter. Nur innerhalb weniger Taxa erreichen sie die gleiche Größe wie die Sepalen (z. B. manche *Cimicifuga*-Arten, *Aquilegia* und *Komaroffia*). Bei *Garidella* sind die Petalen größer als die Sepalen und bilden allein den Schauapparat.

Die Petalen der Helleboroideae sind meist nektarfertil („Honig"- oder „Nektarblätter"). Die Nektarsekretion ist dabei fast stets mit einem peltaten Bau der Petalen verbunden, der zum Teil jedoch nur schwach angedeutet ist. Den wenigen nektarsterilen Petalen (*Cimicifuga* div. spec., *Actaea* und *Anemonopsis*) fehlt die Peltation völlig.

Die einfache corollinische Blütenhülle (Perigon), die bei manchen Gattungen (z. B. *Caltha*) zu beobachten ist, entspricht insgesamt dem Kelch der anderen Taxa.

Eine stärkere Umbildung erfährt das Perianth in den Sippen mit zygomorphen Blüten (*Aconitum, Delphinium* und *Consolida*). Die adaxial gelegenen Perianthteile (Sepalen und Petalen) sind stark gefördert, während die abaxialen Petalen nur rudimentär ausgebildet oder sogar ganz abortiert sind. Trotz der durch die Zygomorphie abgewandelten Formen läßt sich das Perianth der Delphiniinae eindeutig von dem der Nigellinae ableiten. In der besonders stark abgewandelten Blüte von *Consolida* sind die beiden adaxialen Petalen,

die als einzige von der ursprünglich oktomeren Corolle übriggeblieben sind, kongenital verwachsen; es liegt also ein Fall von Sympetalie vor.

Innerhalb der großen Unterfamilie der Ranunculoideae treffen wir ebenfalls die unterschiedlichsten Ausbildungsformen der Blütenhülle an. Für die Tribus Clematideae ist ein meist corollinisch ausgebildetes Perigon typisch. Nur bei *Naravelia* kann von einer in Kelch und Krone differenzierten Blütenhülle gesprochen werden.

Besonders zu erwähnen ist noch die kelchartige Hochblatthülle der *Hepatica*-Arten, welche das corollinische Perigon als die Krone einer doppelten Blütenhülle erscheinen läßt. Ebenso ist die leichte Differenzierung in sepaloide und petaloide Tepalen innerhalb des Perigons einiger Arten der Gattungen *Anemone* und *Knowltonia* von Interesse.

Die in der Tribus Ranunculaeae zusammengefaßten Gattungen besitzen — mit Ausnahme von *Trautvetteria* — alle eine doppelte Blütenhülle, d. h. das Perianth ist in Kelch und Krone gegliedert. Von den Petalen der *Adonis*-Arten abgesehen, handelt es sich um nektarfertile Petalen („Nektarblätter"). Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Helleboroideae bilden hier aber meist die Petalen den Schauapparat. Nur bei wenigen Formen wird der Habitus der Blüte durch den corollinisch ausgebildeten Kelch bestimmt (z. B. manche *Ranunculus*-Arten wie *R. apiifolius* und *R. gusmanni*).

Gestalt und Nervatur sind bei den Sepalen und Petalen einer Blüte meist sehr unterschiedlich. Es treten jedoch auch gleitende Übergänge zwischen den beiden Perianthblattformen auf (z. B. *Anemonopsis* und *Ranunculus bilobus*). Chimärenartige Zwischenformen, in denen Sepalen- und Petalengewebe scharf gegeneinander abgegrenzt sind, können häufiger beobachtet werden. Ebenso sind oft Übergangsformen zwischen Petalen und Stamina und vereinzelt auch zwischen Tepalen und Stamina anzutreffen.

Die Innervierung der Tepalen und Sepalen ist meist 3spurig und meist trilakunär. Nicht selten werden die Sepalen unilakunär-dreispurig versorgt. Bei kleinblütigen Arten kann auch unilakunär-1spurige Sepaleninnervierung beobachtet werden (z. B. *Myosurus* und *Xanthorrhiza*).

Die Petalen sind fast stets unilakunär-1spurig. Bei einer größeren Anzahl von Gattungen sind gleitende Übergänge zwischen den Innervierungsformen der Sepalen und der Petalen anzutreffen (z. B. bei Arten von *Cimicifuga, Actaea, Anemonopsis, Nigella* und *Ranunculus*). Ähnliche Übergänge von dem trilakunären zu dem unilakunären Typ der Innervierung finden sich bei den zahlreichen Tepalen der einfachen Blütenhüllen von Arten der Gattungen *Caltha, Anemone, Hepatica* und *Knowltonia*.

Die Anordnung der Perianthblätter ist unterschiedlich. Im wesentlichen konnten die Angaben von Schöffel (1932) bestätigt werden. Die schraubige Organstellung nach der Limitdivergenz von 137½° herrscht vor und ist auch in vielen, meist als zyklisch betrachteten Blütenhüllen (z. B. *Ranunculus*) noch deutlich zu erkennen. Im Gegensatz zu der Ansicht von Leppik (1961)

stimmt an einer Pflanze die Anordnung der Blütenphyllome oft mit derjenigen der Laubblätter überein.

Bei zyklischer Anordnung der Blattorgane der Blüten treten Dimerie, Pentamerie und, besonders häufig, Trimerie auf.

In der Entwicklungsgeschichte zeigen alle Petalen eine deutliche Wachstumsverzögerung gegenüber den Sepalen und Stamina. Junge Petalenanlagen sind von den Primordien der Stamina kaum zu unterscheiden, während gleichzeitig die Anlagen der Sepalen fast stets bedeutend größer sind als diejenigen der Petalen und Stamina. Die apetalen, d. h. mit einem Perigon versehenen Ranunculaceen, zeigen keinen solchen Sprung in der Ontogenese der Blütenhülle, und zwar auch dann nicht, wenn das Perigon in mehr sepaloide und mehr petaloide Tepalen differenziert ist. Die Tepalenanlagen werden allmählich zum Scheitel der Blüte hin kleiner. Ein Unterschied in der Entwicklungsgeschwindigkeit macht sich erst bei dem Übergang zum Androeceum bemerkbar.

Die Tepalen der apetalen Formen und die Sepalen der Blüten mit doppeltem Perianth zeigen in vielen Merkmalen deutliche Anklänge an Hochblätter, mit denen sie nicht selten durch Übergänge verbunden sind (lückenlose Übergangsreihe von Laubblättern über Hochblätter zu Kelchblättern bei *Helleborus!*).

Die Petalen dagegen sind auf Grund zahlreicher Merkmale (besonders in der Innervierung und der Entwicklungsgeschichte) morphologisch eng mit dem Androeceum verbunden. Auf die in der Gestalt und Innervierungsweise zu beobachtenden Übergänge zwischen Sepalen und Petalen wurde bereits hingewiesen.

Die außerordentliche Formenfülle der nektarfertilen Petalen der Ranunculaceen läßt sich auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium zurückführen, welches alle diese Formen durchlaufen und das auch für einige Arten abgebildet wurde (vgl. Abb. 5c, 7e, 20b, 21f und Fig. 3, 4 und 5). Von dieser Jugendform, die durch einen kurzen Stielabschnitt, eine etwas längere Spreite und durch die an der Grenze zwischen diesen beiden Teilen gelegene Querzone charakterisiert ist, lassen sich, auf Grund der unterschiedlich stark geförderten Entwicklung der 3 Abschnitte, die verschiedenen Gestalten der „Nektarblätter" ableiten: Die gleich starke Entwicklung der Dorsalspreite und der aus der Querzone hervorgehenden Ventralspreite führen zu den röhrigen Petalen von *Helleborus, Eranthis* und anderer Gattungen. Bei den Petalen von *Trollius* und *Ranunculus* ist die Dorsalspreite extrem gefördert. Die stärkere Förderung des Stielabschnittes ist für Petalenformen typisch, wie sie bei *Coptis* und *Myosurus* anzutreffen sind.

Bei den nektarsterilen Petalen von *Adonis, Actaea, Anemonopsis* u. a. ist die Querzone völlig unterdrückt.

Die Stamina der Ranunculaceen werden fast stets von einem

Nerv durchzogen, der sich in einzelnen Fällen im Konnektiv dichotom aufgabelt. Nur bei *Laccopetalum* wurden 3nervige Stamina beobachtet.

2. Paeoniaceae

Paeonia, Abb. 26, Taf. 21, Fig. 7 und 8

Die Gattung *Paeonia,* von der einige Vertreter als Zierpflanzen weit verbreitet sind, wird in neuerer Zeit fast allgemein von den Ranunculaceen als eigene Familie abgetrennt (vgl. S. 370).

Seit Worsdell (1908) für *Paeonia* eine eigene Familie forderte[2]), wurden später immer mehr Argumente für eine Abtrennung der Gattung beigebracht (weitere Literatur siehe Takhtajan 1959, S. 199 f.). Ein Teil der Autoren beläßt die Paeoniaceae in der Nähe der Ranunculaceae oder wenigstens innerhalb der Polycarpicae, so z. B. Worsdell, Kumazawa 1935, Ozenda 1949, Lemesle 1955, Němejc 1956 (als Ordnung Paeoniales), Hutchinson 1959 und Zimmermann 1963; andere stellen die Familie, vor allem wegen der zentrifugalen Entwicklung der Stamina, zu den Dilleniales (bzw. Clusiales, Guttiferales etc.): Corner 1946, Pulle 1952, Eames 1953 und 1961, Cronquist 1957, Takhtajan 1959, Tamura 1963 und Englers Syllabus 1964. Die Dilleniales gelten als sehr ursprüngliche Gruppe, die den Polycarpicae nahesteht. Bei Soó (1953) stehen die Dilleniales sogar innerhalb der Polycarpicae.

Die *Paeonia*-Arten sind alle durch den Besitz großer und dekorativer Blüten ausgezeichnet. Das Perianth ist in Kelch und Krone gegliedert. Die Blüten sind azyklisch und die Zahlenverhältnisse entsprechend schwankend. Wegen der bei den meisten Arten zu beobachtenden gleitenden Übergänge von den Laubblättern über Hochblätter zu den Sepalen wurden *Paeonia*-Arten wiederholt zur Demonstration der Hochblattnatur der Kelchblätter herangezogen (Duchartre 1877, S. 542 f., Arber 1950, S. 50 und Troll 1957, S. 25 f.).

Die äußeren Sepalen zeigen häufig noch ein gut entwickeltes Oberblattrudiment, es ist also praktisch kaum möglich, eine Grenze zwischen Hoch- und Kelchblättern zu ziehen.

Die Deutung der Blumenkrone ist dagegen seit langem umstritten. Nachdem Duchartre (l. c.) und Glück (1919, S. 433) die Petalen mit verschiedenen Teilen der Laub- bzw. Hochblätter homologisiert hatten, wurde der apikale Einschnitt vieler *Paeonia*-Kronblätter von Troll (1927 und 1928, S. 201) als eindeutiger Hinweis auf deren staminale Herkunft angesehen. Auch später unterstrich Troll diese Ansicht, indem er schrieb (1957, S. 24 f.): Die Staubblätter sind „in den gefüllten Blüten stets durch eine ganze Reihe von Zwischenstufen mit den Blumenblättern verbunden, so daß über die staminodiale Natur der Petala auch hier kein Zweifel aufzukommen braucht." Nel-

[2]) Die Paeoniaceae Bartlings (1830) waren nicht unigenerisch. Sie umfaßten außer *Paeonia* noch 6 weitere Gattungen der heutigen Ranunculaceae und Berberidaceae.

son (1954) vertritt die gleiche Auffassung. Die meisten anderen Autoren sprachen sich jedoch für die Deutung von Duchartre aus, nach der es sich bei *Paeonia* um brakteoide Petalen handelt: Brouland 1935, Janchen 1949, S. 30, Ozenda 1949, S. 106 und Eames 1961, S. 425. Die Hauptargumente dafür lieferten die Ergebnisse blütenanatomischer Untersuchungen. So schreibt Brouland (S. 231): „Les pétales sont innervés exactement comme les sépales, de sorte qu'au point de vue de la nervation il est possible de contester leur nature et de les considérer comme des sépales pétaloides." Außerdem erwähnen Brouland und Ozenda, daß auch zwischen Sepalen und Petalen oft Übergänge auftreten.

An den reichen Beständen des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem konnte ich wiederholt die gleiche Beobachtung machen. Übergangsformen von Sepalen zu Petalen waren besonders häufig bei *Paeonia suffruticosa* Andrews (Fig. 7), *P. lutea* Delavay ex Franch. (Fig. 8) und *P. humilis* Retz. Nelson (1954, S. 241 f.) deutet ähnliche Zwischenformen bei *P. dalavayi* Franch. als Ergebnis einer sekundären Annäherung des brakteoiden Kelches an die ursprünglich scharf getrennte staminale Krone. Diese Annäherung soll durch einen von den Petalen ausgehenden „formativen Impuls" bewirkt werden.

Ein weiteres überzeugendes Argument für die morphologische Gleichwertigkeit von Kelch und Krone bei den Paeoniaceae ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte der Blüten. Abb. 26 zeigt eine präparierte Blütenknospe von *Paeonia suffruticosa,* einer der strauchigen Arten der Sektion *Moutan.* 9 Blattanlagen sind isoliert gezeichnet, von denen sich das älteste (Nr. 19) durch seine Fiederteiligkeit als reduziertes Laubblatt, d. h. als Hochblatt zu erkennen gibt. Die übrigen Blattanlagen nehmen, ihrer schraubigen Anlegung entsprechend, nach innen zu kontinuierlich an Größe ab. Das bei den äußeren Blättern noch deutlich ausgebildete Oberblattrudiment wird nach innen zu immer kleiner und verschwindet schließlich ganz. Die für die Petalen der Ranunculaceen typische Entwicklungsverzögerung fehlt völlig. In Übereinstimmung mit den Angaben von Schöffel (1932, S. 342 f.) für *P. officinalis,* entstehen die Stamina zentrifugal in 5 klar abgegrenzten Sektoren auf dem schwach konkaven Blütenboden. (In der Abb. ist nur ein Sektor näher ausgeführt.) Die Staubblattsektoren schließen sich an die Schraube der Perianthblätter an. Die sehr jungen Karpelle sind unter den inneren Staubblattanlagen verborgen. Es sind meist 5 Fruchtblätter ausgebildet.

Bei *Paeonia lactiflora* Pallas (= *P. albiflora* Pallas), die zu den krautigen Arten der Sektion *Paeon* gehört, ergibt sich ein sehr ähnliches Bild (vgl. Hiepko 1965). Die inneren Perianthblattanlagen, die in der Knospenlage dem tellerförmigen Receptaculum dicht anliegen, sind apikal leicht ausgerandet. Diese Erscheinung dürfte hier auf eine extreme Hemmung des Oberblattanteils des Blattes zurückzuführen sein (vgl. Duchartre l. c.). Die zentrifugale Entwicklung des Androeceums spricht ebenfalls gegen eine engere morphologische Verwandtschaft zwischen den Petalen und den Stamina, denn die außerordent-

lich auffällige Entwicklungsverzögerung staminodienartiger Petalen müßte hier demnach noch stärker ausgeprägt sein. Auch in gefüllten Blüten von *P. lactiflora* ist die zentrifugale Entwicklung noch deutlich zu erkennen. Auf die normal gestalteten Petalen folgen hier nämlich zunächst winzige fädige Gebilde, die zum Inneren der Blüte hin langsam, über linealische Zwischenformen, in mehr petalenartige Staminodien übergehen.

Die Blütenhülle der Paeoniaceen ist demnach den doppelten Blütenhüllen der Ranunculaceen nicht homolog. Ein Vergleich wäre höchstens mit dem schwach differenzierten Perigon von *Knowltonia* möglich, wobei die Übereinstimmungen allerdings auch in diesem Fall sehr gering sind. Ebenso ist einer Homologisierung des Paeonienkelches mit dem Involukrum von *Hepatica* (vgl. Janchen 1949, S. 5 und Tamura 1963) nur bedingt zuzustimmen. Nach meiner Überzeugung sind bei den *Paeonia*-Arten nicht sekundär Hochblätter an ein corollinisches Perigon herangerückt, wie es bei *Hepatica* — nicht bei *Knowltonia* — ohne Zweifel der Fall ist, sondern es handelt sich um ein in Kelch und Krone differenziertes Hochblattperianth. Bei einigen strauchigen Arten (z. B. *P. lutea* und *P. delavayi*) besitzen die Terminalblüten regelmäßig zusätzlich ein 3- bis 6blättriges Involukrum (vgl. Stern 1946).

(Schluß der Arbeit im nächsten Heft)

Tafelerklärungen

Die abgebildeten Phyllome sind in der Regel in Ventralansicht dargestellt, d. h. mit Blick auf die adaxiale Seite. Liegt eine Dorsalansicht vor, so wird es besonders vermerkt.

Erklärung der bei den Abbildungen und Tafeln verwendeten Abkürzungen:

a	Achse	pi	Pistill
br	Braktee (Tragblatt)	Q	Querzone
DS	Dorsalspreite	sep	Sepalum
karp	Karpell	stam	Stamen
L	Lateral- oder Seitennerv	tep	Tepalum
M	Medianus	vb	Vorblatt (Brakteole)
pet	Petalum	VS	Ventralspreite

Tafel 20

Fig. 1—3. *Helleborus lividus.* Entwicklungsstadien des Petalums im medianen Längsschnitt.

Fig. 4. *Nigella arvensis.* Junges Petalum median längs.

Tafel 21

Fig. 5. *Ranunculus sceleratus.* Junges Petalum median längs.

Fig. 6. *Adonis vernalis.* Ausschnitt aus dem medianen Längsschnitt einer jungen Blüte.

Fig. 7. *Paeonia suffruticosa.* Sepalen, Petalen und Zwischenformen. Beachte das „Saftmal" an der Basis des Sepalums unten links.

Fig. 8. *Paeonia lutea.* Übergang vom typischen Sepalum (oben) über Zwischenform (Mitte) zum typischen Petalum (unten).

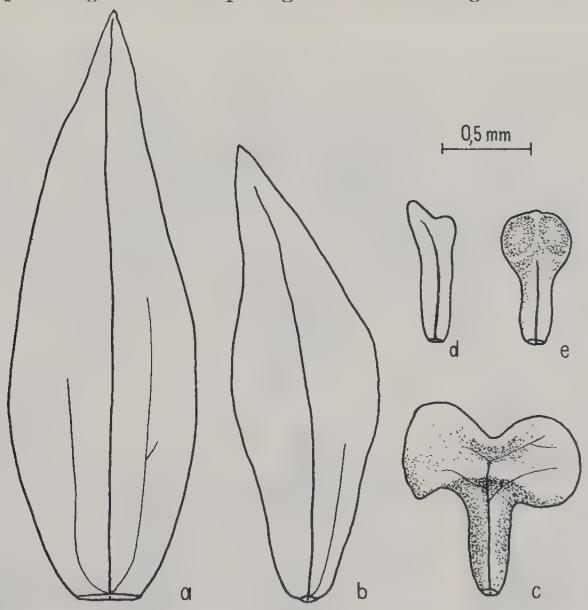


Abb. 1. *Xanthorrhiza simplicissima.* a, b Sepalen; c Petalum; d Petalum median längs; e Stamen.

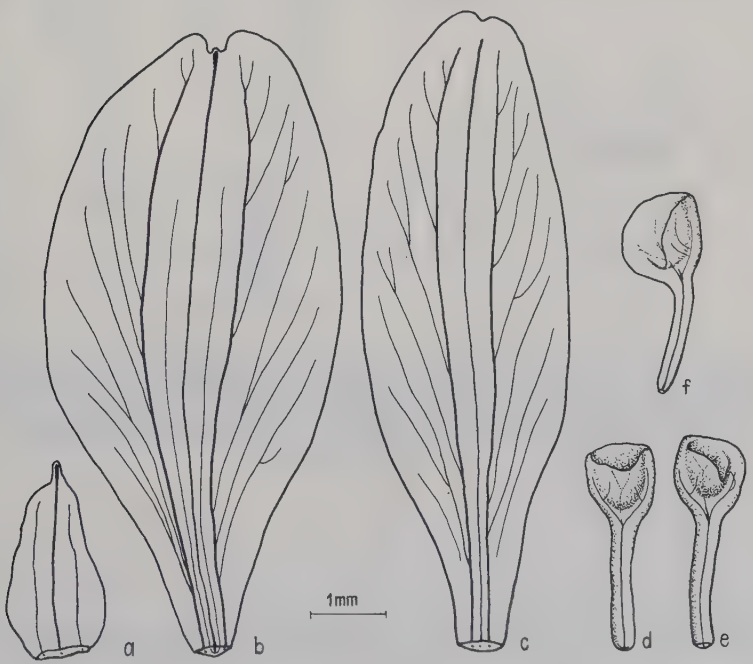


Abb. 2. *Coptis quinquefolia.* a Hochblatt; b, c Sepalen; d—f Petalenformen.

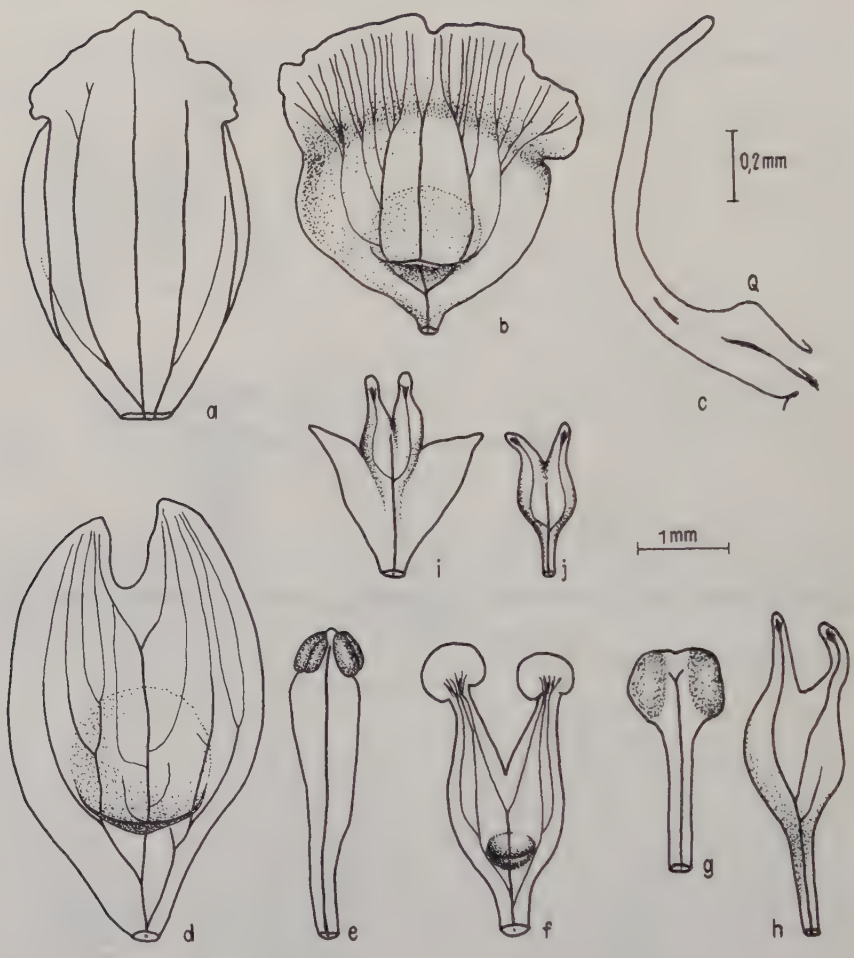


Abb. 3. *Cimicifuga* spec. div. a—c *C. europaea:* a Sepalum; b Petalum; c Petalum median längs; d und e *C. japonica:* d Petalum; e Stamen; f *C. dahurica:* Petalum; g und h *C. racemosa:* g Stamen, Filament zur Hälfte abgeschnitten; h Petalum; i und j *C. cordifolia:* i Petalum mit seitlichen Flügeln (Bildungsabweichung); j normales Petalum.

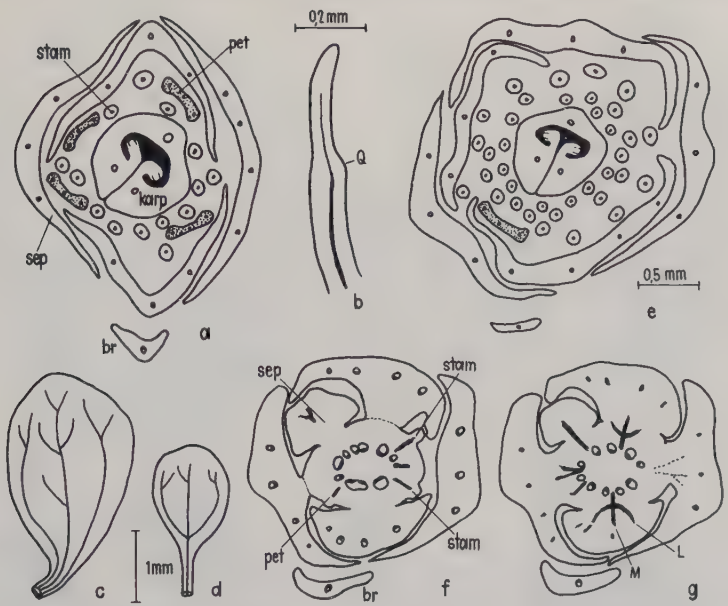


Abb. 4. a, b und d—g *Actaea spicata;* c *Actaea rubra.* a Querschnitt einer typischen Blüte; b Petalum median längs; c Petalum, bereits am Grunde 3nervig; d typisches Petalum; e—g in verschiedener Höhe geführte Querschnitte einer Blüte mit 5 Sepalen und 1 Petalum. Petalen punktiert.

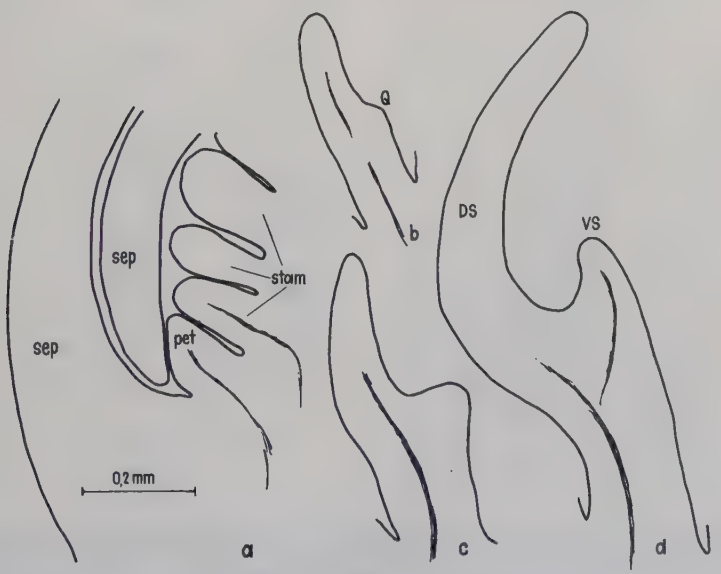


Abb. 5. *Helleborus lividus.* a Ausschnitt aus dem Längsschnitt einer jungen Blüte; b—d Entwicklungsstadien der Petalen im medianen Längsschnitt.

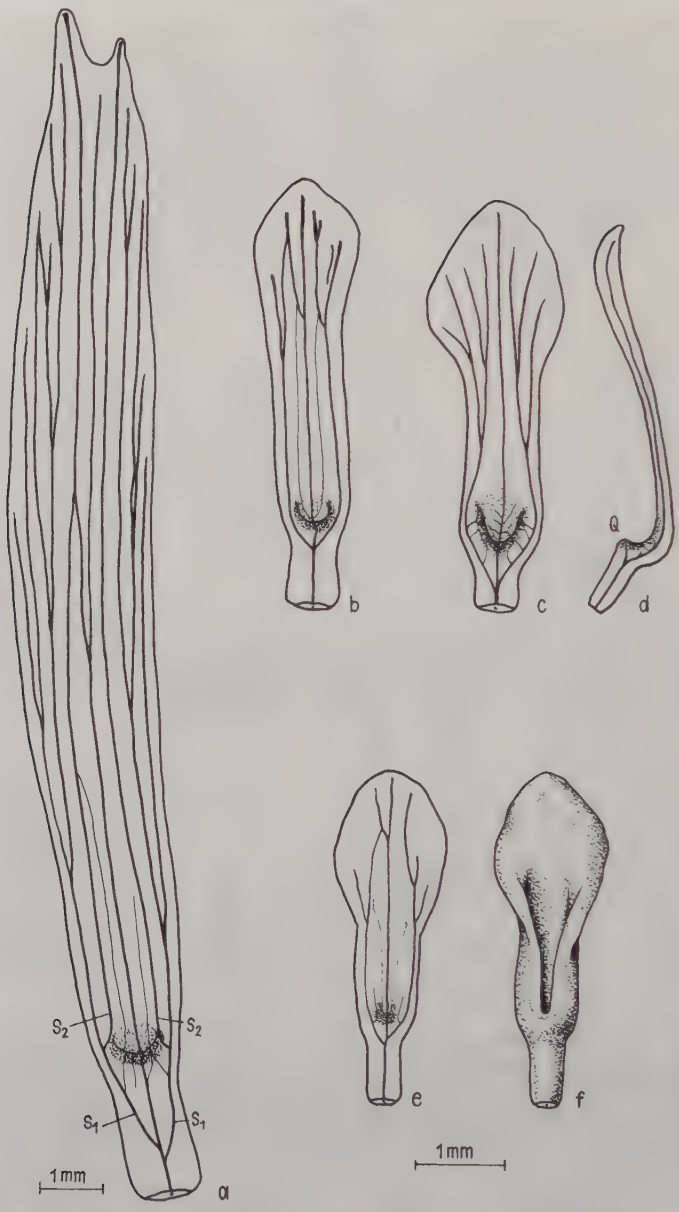


Abb. 6. *Trollius* spec. div., Petalenformen, Nektarium punktiert. a *T. chinensis;* b *T. europaeus;* c, d *T. pumilus,* d medianer Längsschnitt; e, f *T. laxus,* e Aufhellungspräparat, f Gestalt des Petalums.

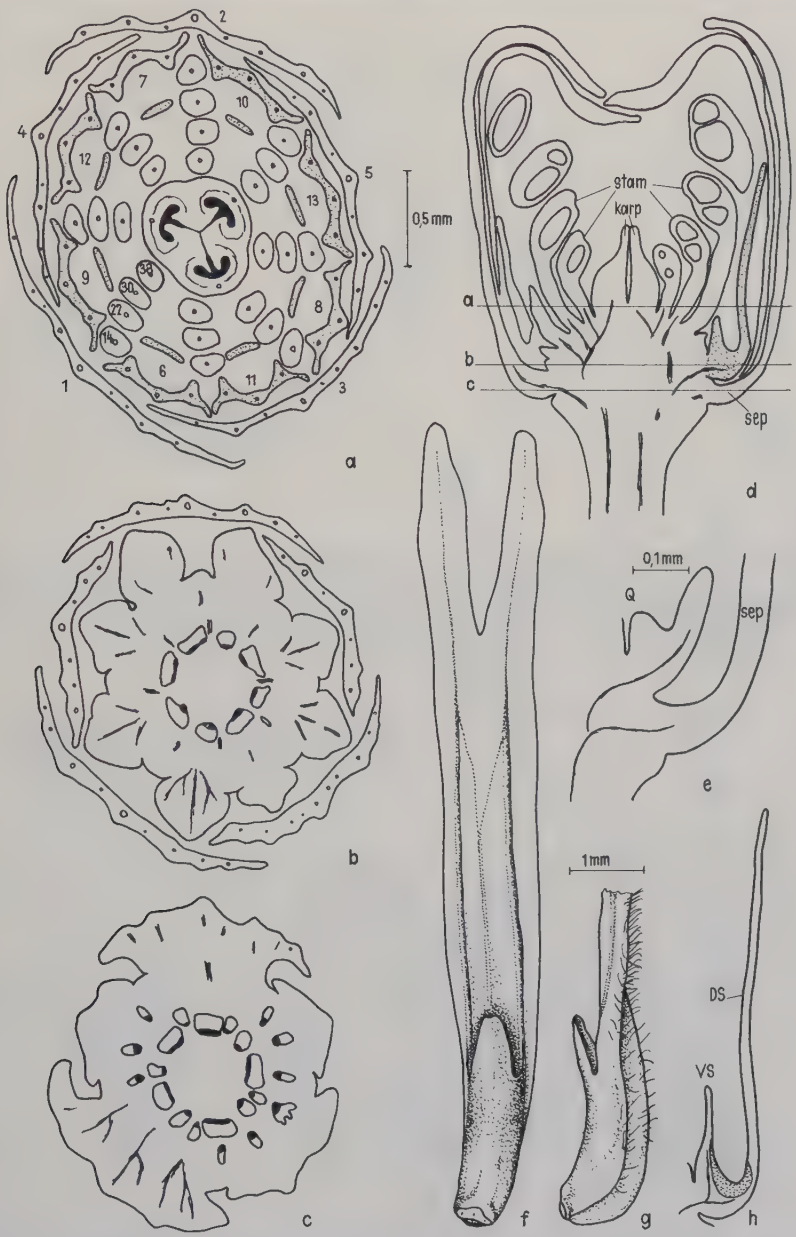


Abb. 7. *Komaroffia diversifolia*. a—c Querschnitte einer Blütenknospe in verschiedener Höhe, bei a sind die Petalen punktiert, von denen die Dorsal- und Ventralspreite angeschnitten sind; d eine etwa gleichaltrige Blütenknospe median längs. Das Niveau der Querschnitte ist angegeben; e junges Petalum median längs; f Petalum, Nervatur in der Dorsalspreite punktiert eingezeichnet; g unterer Teil des Petalums von der Seite gesehen; h junges Petalum median längs, Nektarium punktiert.

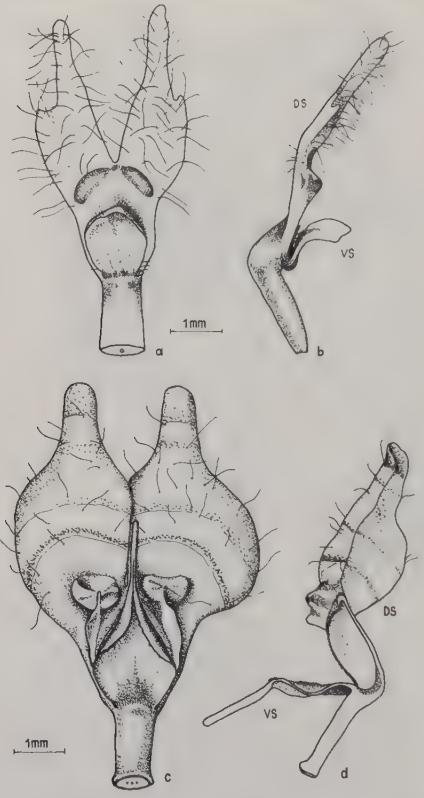


Abb. 8. a, b *Nigella ciliaris*, Petalum, bei b in Seitenansicht. c, d *Nigella arvensis*, Petalum, d Petalum längs halbiert.

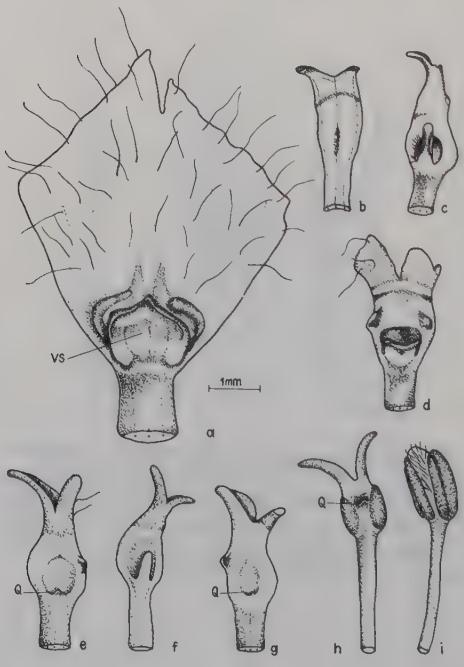


Abb. 9. *Nigella orientalis*. a Petalum; b, c abweichende Petalenformen aus verspätet entwickelten Blüten; d—i Phyllomene einer verspätet entwickelten Blüte mit Übergangsformen zwischen Petalum und Staubblatt (i).

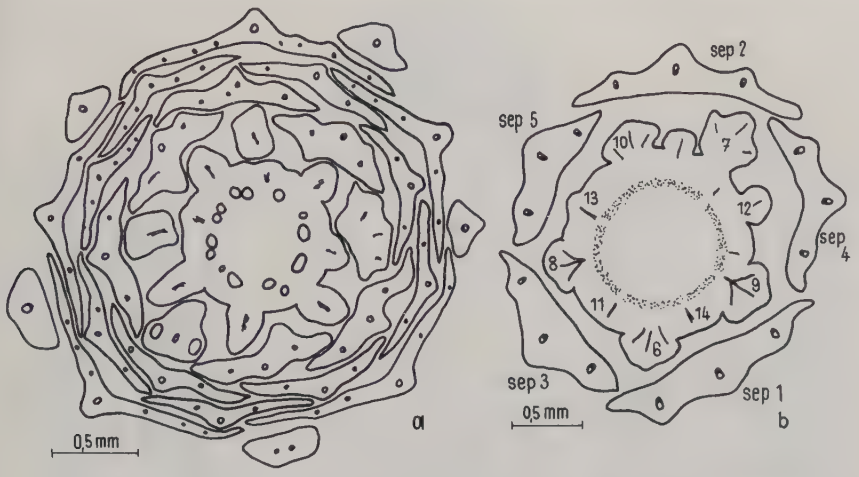


Abb. 10. a *Nigella damascena*, Querschnitt der Blütenknospe einer halbgefüllten Form, die gleichmäßig schraubige Anordnung nach der Limitdivergenz von 137½° zeigend. Von den stark zerteilten Hochblättern ist nur die Rhachis eingezeichnet. b *Nigella orientalis*, Querschnitt einer Blütenknospe in der Höhe der Petaleninsertion. Corolle pentamer. Anordnung nach der Limitdivergenz.

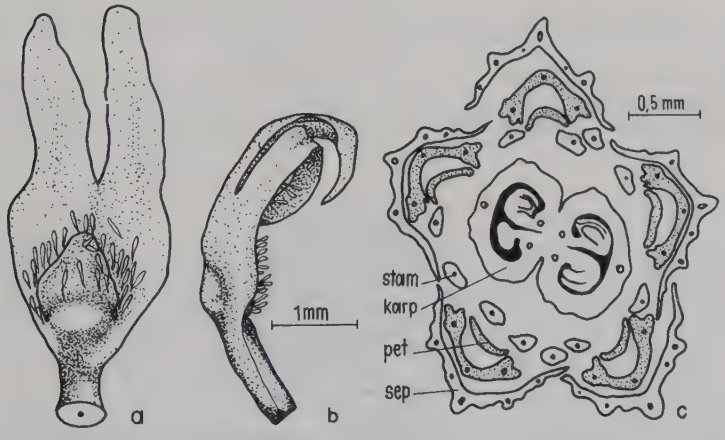


Abb. 11. *Garidella nigellastrum*. a Petalum aus einer Blütenknospe; b Petalum in Seitenansicht, Zipfel der Dorsalspreite in Knospenlage; c Querschnitt einer Blütenknospe, Petalen punktiert.

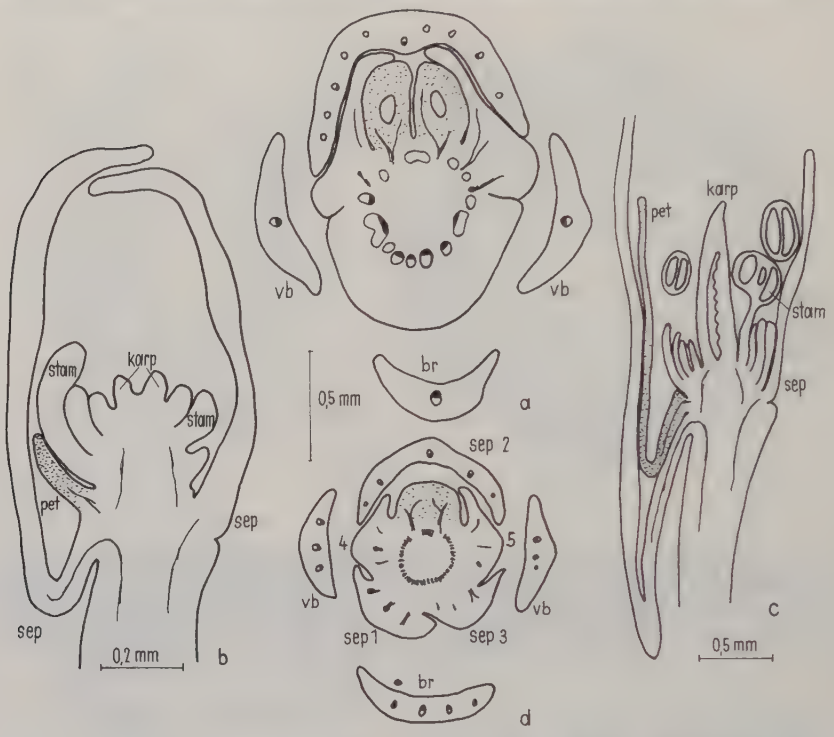


Abb. 12. a *Delphinium elatum,* schräger Querschnitt durch eine Blütenknospe, nur die adaxialen Phyllome des Perianths zeigend. Die beiden Spornpetalen sind punktiert. b—d *Consolida regalis*
b, c verschieden alte Blütenknospen median längs, Petalum punktiert; d Querschnitt durch die Basalregion einer jungen Blütenknospe. Die Innervierung des einzigen Petalums (punktiert) entspricht ganz derjenigen der 2 Petalen von *Delphinium!* Vgl. a.

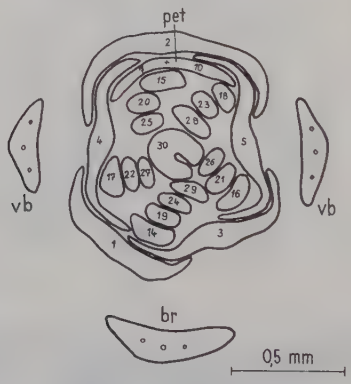


Abb. 13. *Consolida regalis*
Querschnitt einer Blütenknospe. Nähere Erläuterungen im Text.

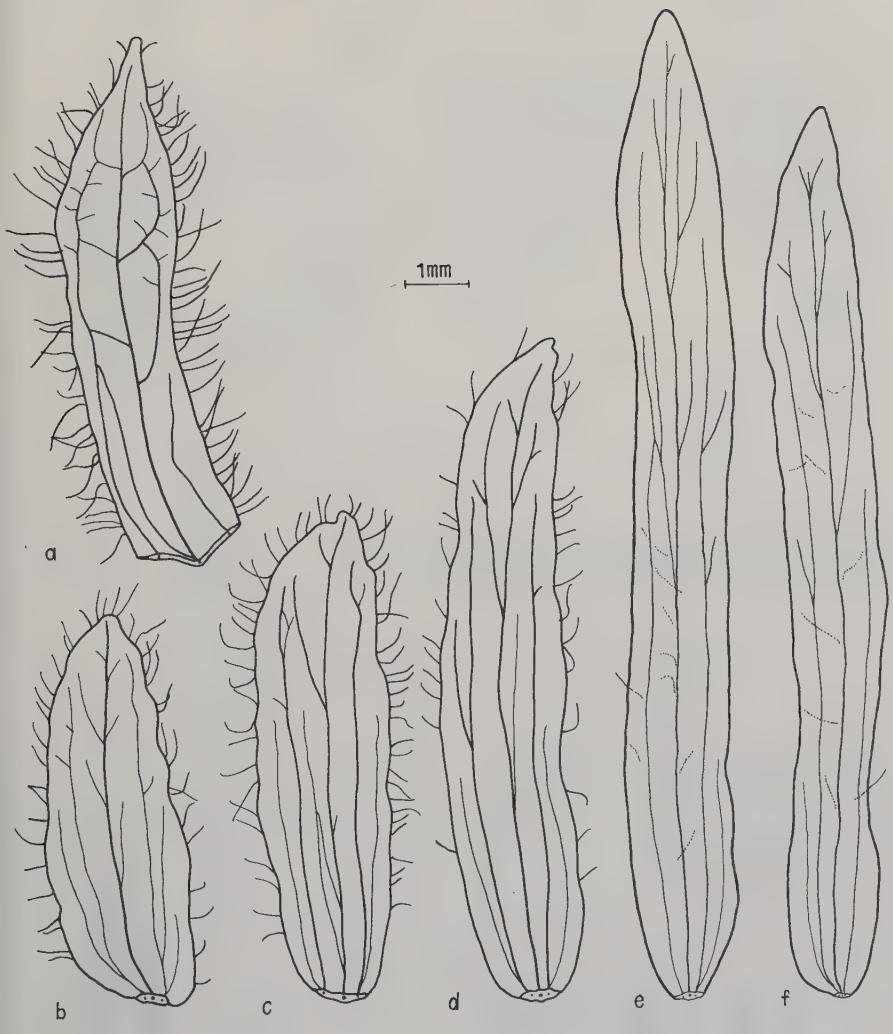


Abb. 14. *Knowltonia gracilis*. a Vorblatt; b—d 1., 2. und 4. „Sepalum"; e, f „Petalen".

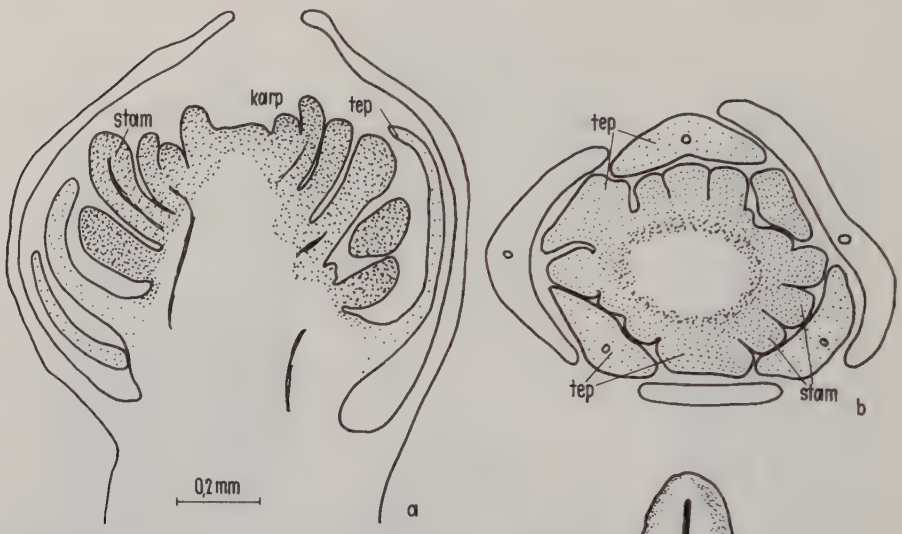


Abb. 15. *Hepatica angulosa.* a Längsschnitt einer jungen Blüte mit Involukrum; b Querschnitt einer jungen Blüte.

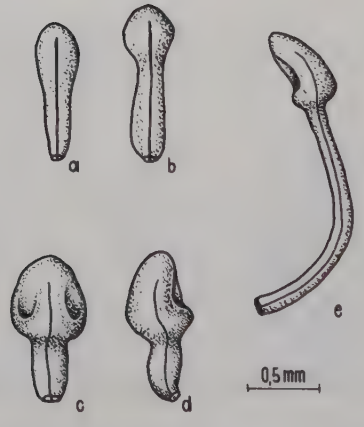


Abb. 16. Staminodien verschiedener *Pulsatilla*-Arten. a, b *P. albana;* c, d *P. vulgaris,* d Seitenansicht; e *P. pratensis,* Seitenansicht.

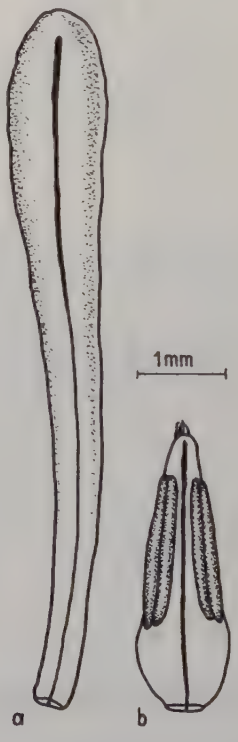


Abb. 17. *Naravelia zeylanica.* a Petalum; b Stamen.

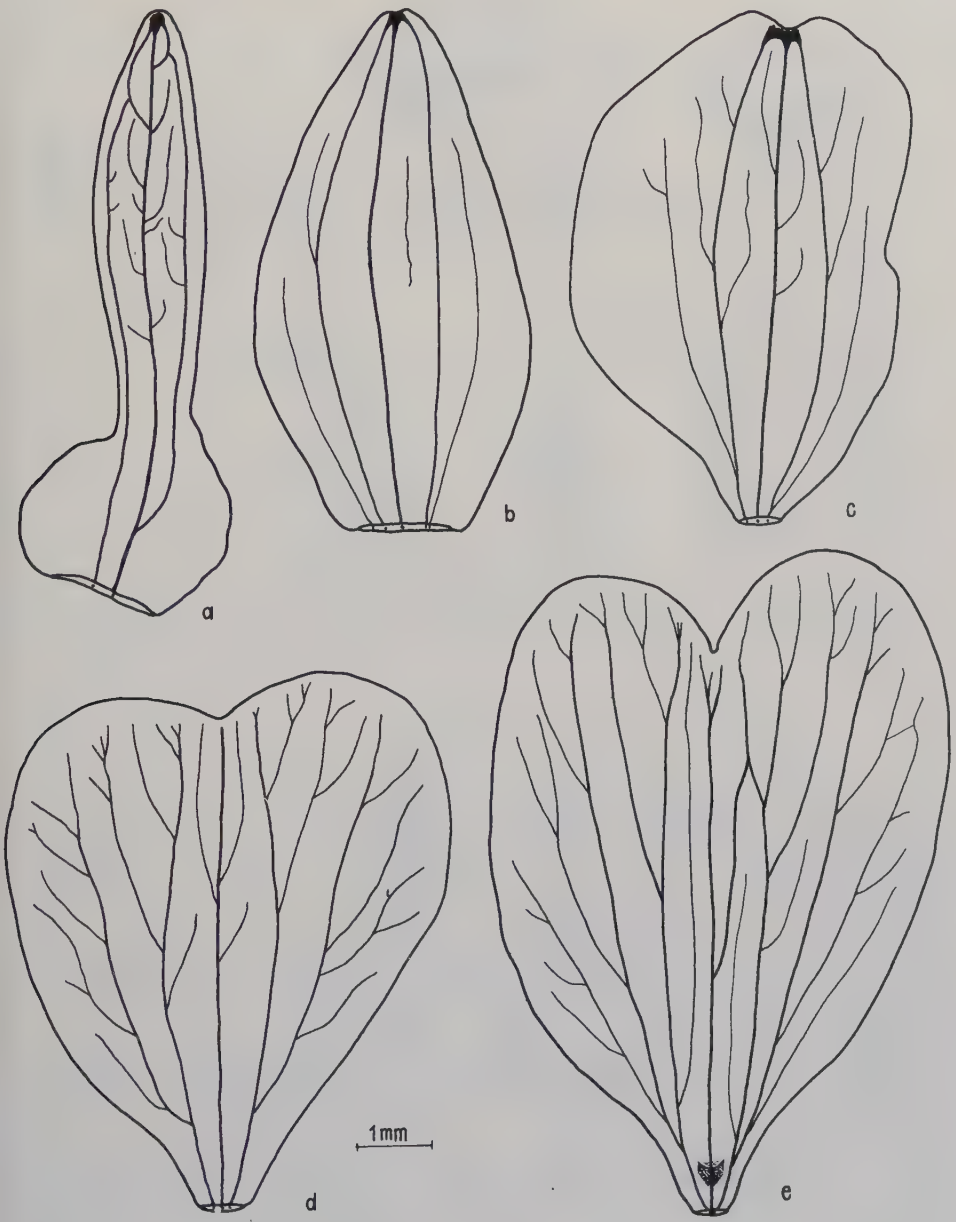


Abb. 18. *Ranunculus bilobus*. a Hochblatt; b—e Perianthblätter einer Blüte, b—d Sepalen; e Petalum, Nektarium punktiert.

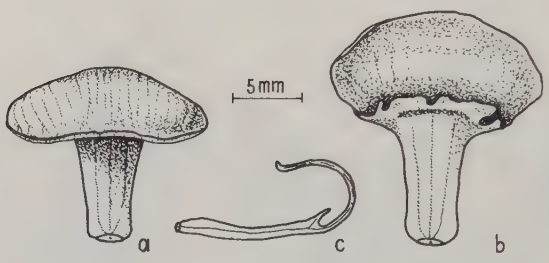


Abb. 19. *Ranunculus gusmanni*. a Petalum; b Petalum, die gewölbte Dorsalspreite zurückgebogen; c Petalum median längs.

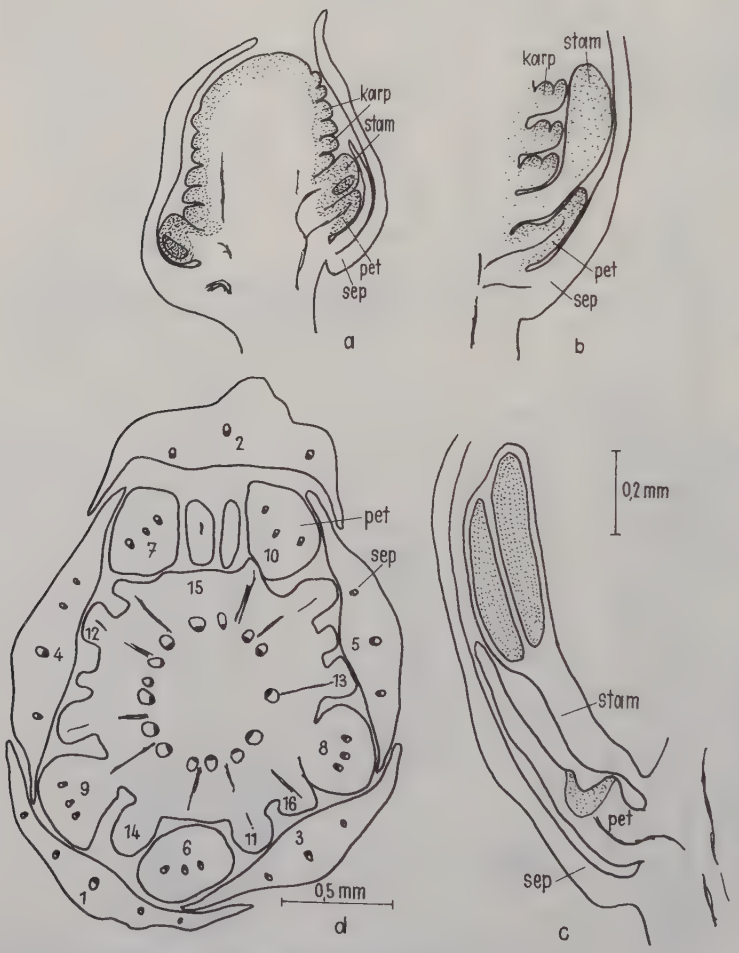


Abb. 20. *Ranunculus sceleratus*. a junge Blütenknospe median längs; b, c Ausschnitte aus Längsschnitten älterer Knospen; d Querschnitt einer Blütenknospe knapp oberhalb der Basis der Petalen, die durchgehend schraubige Anordnung nach der Limitdivergenz von $137^1/_2°$ zeigend.

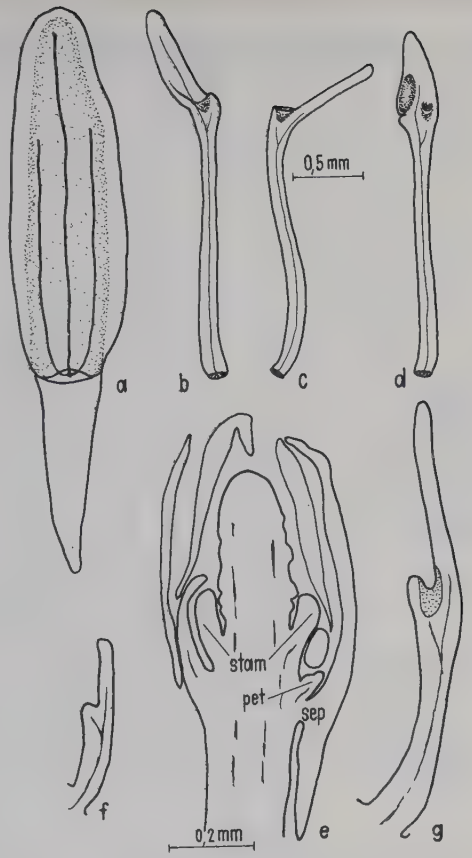


Abb. 21. *Myosurus minimus.* a Sepalum mit solidem, nervaturlosem Sporn; b, c Petalen; d Petalum mit Pollensack; e junge Blüte median längs; f, g Entwicklungsstadien der Petalen median längs.

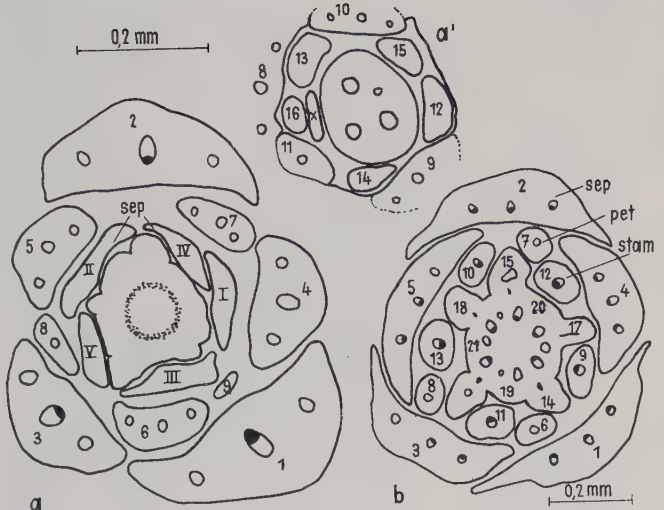


Abb. 22. *Myosurus minimus.* a Querschnitt durch den inneren Teil der Blattrosette und die endständige Blüte. Laubblätter der Entstehungsfolge entsprechend numeriert; I—V: die Sepalen der Blüte; a′ der etwas tiefer geführte Querschnitt erfaßt die jüngeren Blätter der Rosette. Im Zentrum der Blütenstiel. In der Achsel von Blatt 16 ist die junge Anlage einer Seitenblüte angeschnitten (x). b Querschnitt einer Blütenknospe, die durchgehend schraubige Anordnung aller Blütenphyllome zeigend. Die Leitbündel der 3 Petalen besitzen kein Xylem.

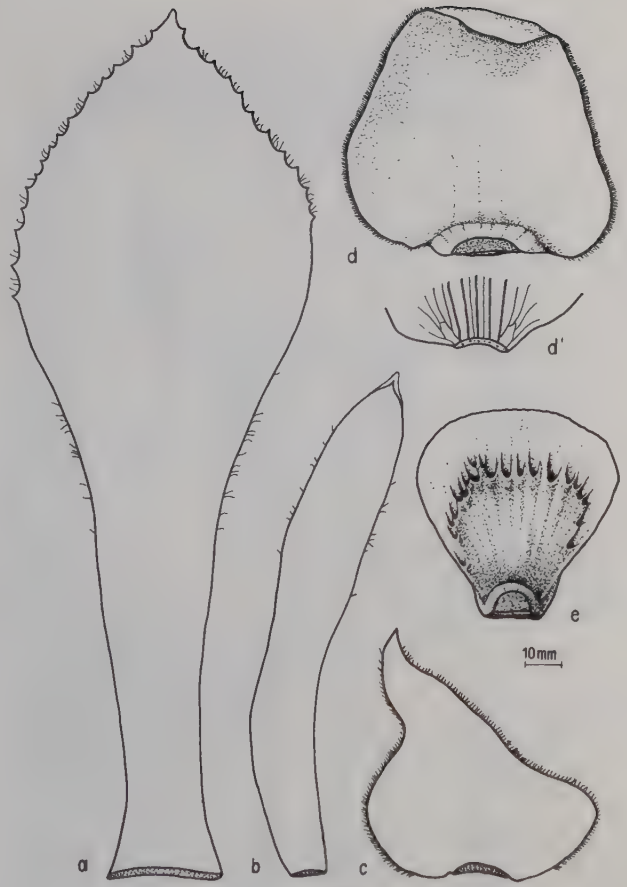


Abb. 23. *Laccopetalum giganteum*. a Übergangsblatt; b, c Hochblätter; d Sepalum; d′ basaler Abschnitt des Sepalums aufgehellt; e Petalum.

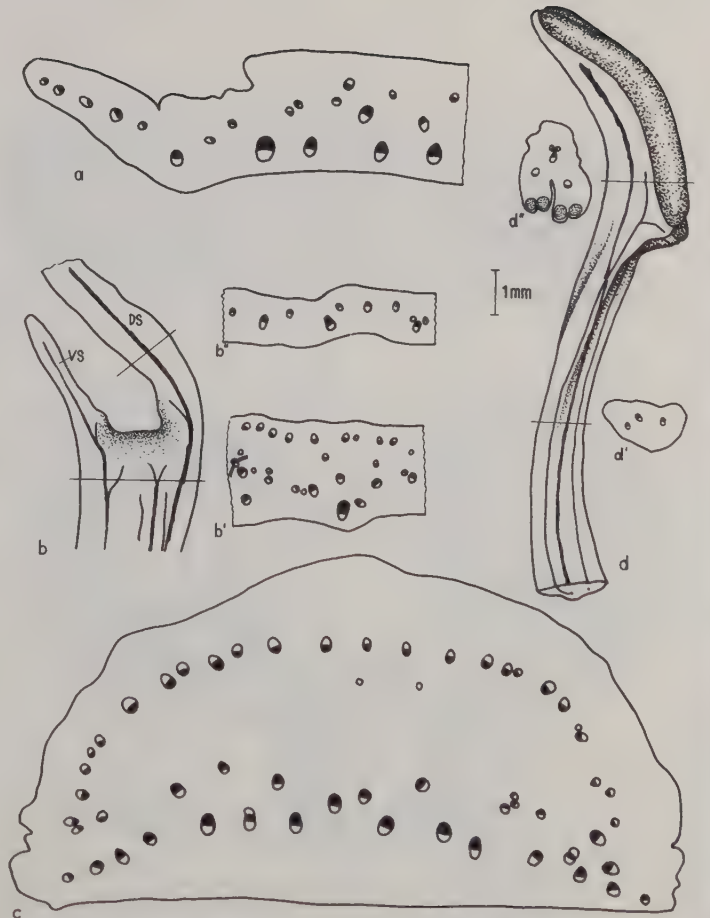


Abb. 24. *Laccopetalum giganteum*. a halber Querschnitt aus der Basalregion eines Sepalums; b Längsschnitt einer der zahlreichen Nektargruben eines Petalums; b′ Querschnitt unterhalb des Nektariums, die invers orientierten Leitbündel der kongenital mit der Dorsalspreite verwachsenen Ventralspreite zeigend; b″ Querschnitt der Dorsalspreite oberhalb des Nektariums; c Quer-

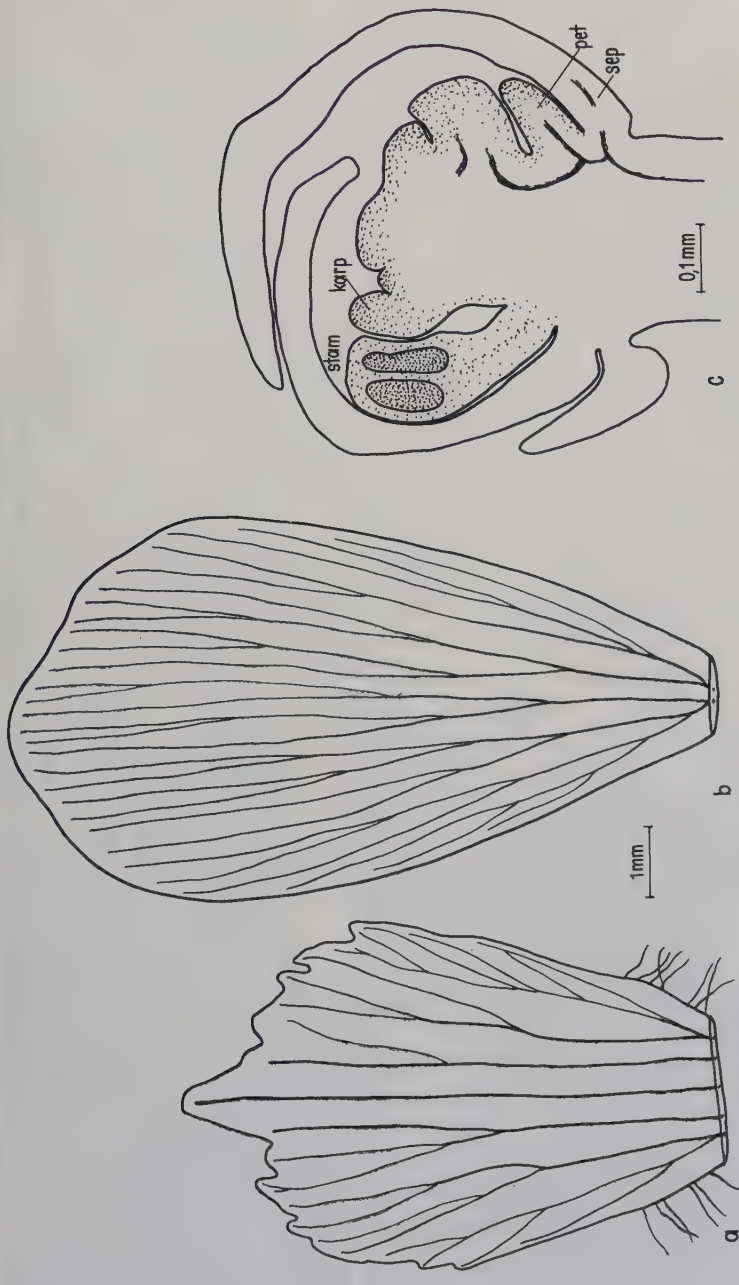
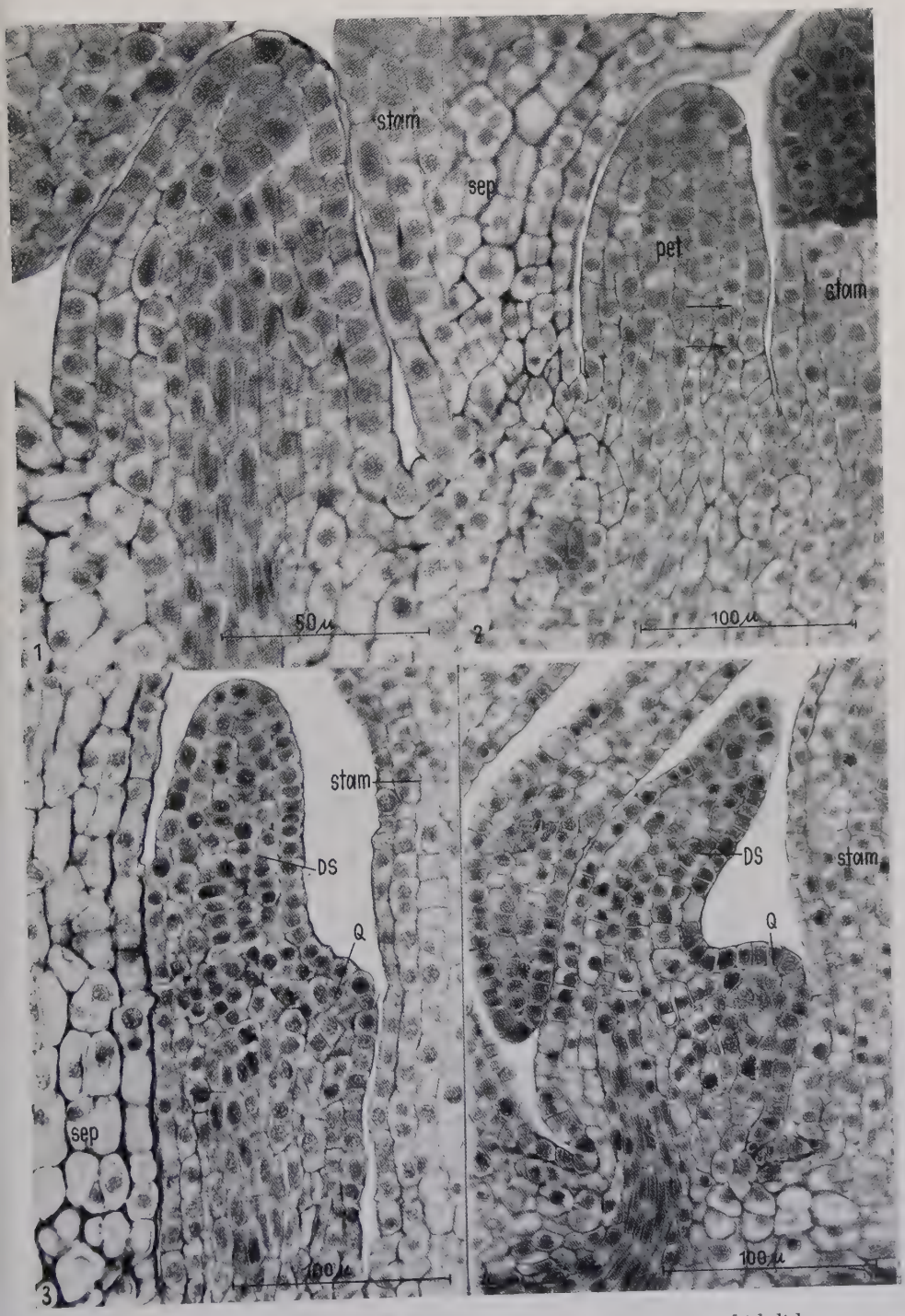
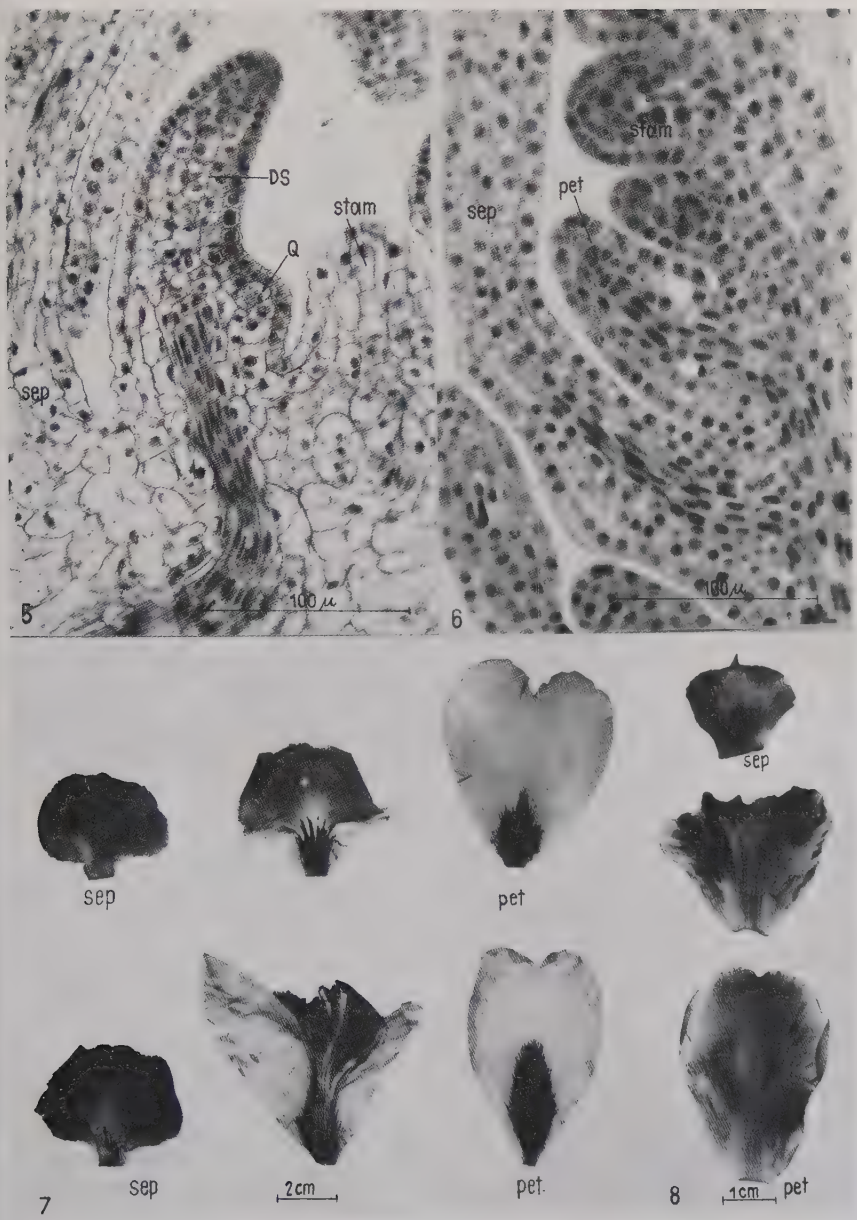


Abb. 25. *Adonis flammeus*. a Sepalum; b Petalum; c junge Blütenknospe median längs.

Abb. 26. *Paeonia suffruticosa*. Präparierte, junge Blütenknospe. I—V Staubblattgruppen, in denen die Entwicklung zentrifugal erfolgt (nur eine Gruppe in der Zeichnung ausgeführt). 1—18 die schraubig angeordneten Phyllome des Perianths; 19 letztes Hochblatt.



P. Hiepko: Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth.



P. Hiepko: Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth.

Bot. Jb.	84	4	427—508	Stuttgart, 21. Oktober 1965

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Freien Universität Berlin

Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae

II. Teil*)

Von **Paul Hiepko,** Berlin

Mit Tafel 22—24 sowie 34 Abbildungen im Text

Inhalt

Seite

B. Hauptteil (Forts.) 428
III. Spezielle Untersuchungen 428
Ranunculales (Forts.) 428
3. Berberidaceae 428
Berberidoideae 428
Die Histogenese des Perianths von *Mahonia bealei* 432
Podophylloideae 439
Zusammenfassung 441
4. Lardizabalaceae 442
5. Menispermaceae 444
6. Nymphaeaceae s. l. 446
Cabombоideae 447
Nymphaeoideae 447
Nelumbonoideae 451
Zusammenfassung 451
Magnoliales 452
1. Magnoliaceae 452
2. Winteraceae 457
3. Annonaceae 461
4. Eupomatiaceae 464
5. Illiciaceae 466
6. Calycanthaceae 467
IV. Diskussion der Ergebnisse 469
C. Zusammenfassung — Summary 473
D. Literaturverzeichnis 478
Tafelerklärungen 487
Abbildungen 489

*) D 188 (gekürzte Fassung).

Ranunculales (Forts.)

3. Berberidaceae

Bei der Behandlung der Berberidaceen gehe ich ebenfalls von dem Gliederungsvorschlag Janchens (1949) aus, der von Buchheim (1964) im wesentlichen unverändert in den „Syllabus" übernommen wurde. Janchen teilt die Berberidaceae in 2 Unterfamilien und insgesamt 4 Tribus ein:

A. Berberidoideae
1. Nandineae
2. Berberideae (= Mahonieae)
3. Epimedieae

B. Podophylloideae
4. Podophylleae

Manche Autoren spalten die Berberidaceen in mehrere Familien auf. Hutchinson (1959) z. B. verteilt die Gattungen auf 3 Familien. Die monotypische Familie Nandinaceae und die Berberidaceae (sensu strictissimo, nur *Berberis* und *Mahonia)* stehen in der Ordnung Berberidales, während die 12 Gattungen umfassende Familie der Podophyllaceae in die Ranales eingereiht wird. Takhtajan (1959) unterscheidet ebenfalls diese 3 Familien, die er jedoch zusammen in den Ranales beläßt.

In der Terminologie der Perianthteile herrscht eine ähnliche Verwirrung wie bei den Ranunculaceen. Prantl führte auch für die nektarientragenden Petalen der Berberidaceen den Begriff Honigblatt ein, der später in Kombination mit dem Terminus Perigon öfter verwendet wurde, so z. B. von Firbas 1962, Kaute 1963 und Buchheim 1964; als „Nektarblatt" bei: Janchen 1949 und Leinfellner 1955. Schmidt (1928) forderte eine Änderung dieser Terminologie, da das sogenannte Perigon einiger *Berberis*-Arten in Kelch und Krone differenziert sei. Er unterschied dementsprechend Sepalen, Petalen und Honigblätter. In ähnlicher Weise unterscheidet Lawrence (1951, S. 501) 3 verschiedene Organkategorien in der Blütenhülle mancher Berberidaceen: „1—2 whorls of often petaloid nectaries sometimes between corolla and androecium."

Andere Autoren lehnten die Bezeichnung „petaloides Nektarium" oder „Honigblatt" ausdrücklich ab: Citerne 1892, Fedde 1901, Tischler 1902 und Himmelbaur 1913. In der vorliegenden Arbeit wird der Begriff „Honigblatt" (oder „Nektarblatt") als Synonym für „nektarfertiles Petalum" angesehen (vgl. Teil I, S. 370 ff.: Die Terminologie des Ranunculaceen-Perianths). Der äußere Teil der Blütenhülle wird trotz gelegentlicher Differenzierung insgesamt als Kelch bezeichnet.

Berberidoideae

Nandina, Abb. 27 und 28, Taf. 22, Fig. 9 und 10

Von der aus Ostasien (China und Japan) stammenden einzigen Art der Gattung, *Nandina domestica* Thunb., stand mir frisches und fixiertes Material

von 2 Standorten zur Verfügung, nämlich einmal aus dem Botanischen Garten in Berlin-Dahlem und zum zweiten aus einem Park in Lugano.

Die Blüten des Strauches stehen in reichverzweigten Rispen. Das Perianth besteht aus einer außerordentlich hohen Anzahl trimerer Wirtel; es ist nicht schraubig angeordnet, wie HUTCHINSON (1959, vol. I, p. 411) angibt (vgl. Abb. 28 a). Die in der Literatur zu findenden Zahlen liegen meist unter dem von mir festgestellten Höchstwert: 3 von 10 Blüten besaßen 13, drei Blüten 12, eine 11 und drei 10 Perianthwirtel. Abb. 27 zeigt Perianthblätter aus den einzelnen Wirteln einer kurz vor der Anthese stehenden Blütenknospe. Die untersten Sepalen sind den Vorblättern (Abb. 27a) gestaltlich ähnlich. Von Wirtel zu Wirtel werden die Sepalen langsam größer, während die in den ersten 6 Wirteln ebenfalls vergrößerte Ansatzfläche der Sepalen allmählich wieder kleiner wird, bis sie bei den 6 Petalen (Abb. 27k und l) ihre geringste Ausdehnung erreicht.

Sämtliche Perianthblätter sind einspurig. Die Verzweigung des einzigen Blattspurstranges erfolgt meist direkt vor dem Eintritt in das Blatt, nur bei den Petalen gabelt sich das Leitbündel erst am Grunde des Blattes auf. Die einfache offene Nervatur stimmt bei allen Perianthblättern prinzipiell überein.

Das Rindengewebe der Blütenachse ist teilweise bereits vor der Anthese stark sklerenchymatisch (vgl. Fig. 9, Pfeile). In dem Sklerenchymzylinder, der bis zu den obersten Sepalen reicht, sind nur an den Austrittstellen der Blattspurstränge Löcher ausgespart. Diese nur bei *Nandina* beobachtete Erscheinung ist sicher mit eine Ursache für das sehr leichte Abfallen der Sepalen bei der Anthese. Die zahlreich ausgebildeten Sepalen haben hier die Funktion von Knospenschuppen zu erfüllen, da der Blütenstand schon sehr früh ohne gemeinsame Hülle ist und auch die winzigen Brakteen und Vorblätter als Schutzorgane für die Blütenanlagen ohne Bedeutung sind.

Entgegen den Angaben von PRANTL 1891, CITERNE 1892, TISCHLER 1902, HIMMELBAUR 1913, JANCHEN 1949, BUCHHEIM 1964 und anderer Autoren sind die Petalen nicht nektarfertil, es gibt also keine „Honigblätter". Die 6 Petalen zeigen die gleichen histologischen Besonderheiten wie die Sepalen, bei denen ein großer Teil des unter der oberen Epidermis gelegenen Mesophylls einer Verdickung und Verholzung sämtlicher Zellwände unterworfen wird. Im distalen (ältesten) Teil der Petalen ist dieselbe sklerenchymatische Ausbildung des Mesophylls zu beobachten, d. h. also in der Region, in der, nach PRANTL und den anderen genannten Autoren, ein Nektarium zu finden sein soll. Möglicherweise wurde bei der Untersuchung von aufgeweichtem Herbarmaterial bei Lupenvergrößerung das Sklerenchym als Drüsengewebe gedeutet.

Die Angaben von DE CANDOLLE (1824, S. 109: „Petala eglandulosa") und HUTCHINSON (1959, vol. I, p. 411: „no nectaries") wurden somit bestätigt. Es handelt sich bei der Blütenhülle von *Nandina* also — vergleichend-morphologisch gesehen — um ein Perigon, dessen äußere Blätter die Funktion von

Knospenschuppen übernehmen, während die innersten 2 oder 3 Wirtel (vgl. Ernst 1964, S. 8) einen petaloiden Schauapparat bilden, den wir als Krone bezeichnen.

Die Entwicklungsgeschichte liefert den letzten Beweis für die morphologische Gleichwertigkeit der Sepalen und Petalen bei *Nandina*. Der Vegetationskegel der Blüte ist außergewöhnlich flach gebaut (vgl. Abb. 28b). Die Blütenkegel der Ranunculaceen und anderer Berberidaceen (vgl. *Mahonia*, Fig. 13) sind meist sehr stark konvex. Die Blätter der Blütenhülle werden an dem weiter flach bleibenden Apex der Blüte in regelmäßig akropetaler Folge angelegt (Abb. 28c). Erst nach Anlegung der Stamina ist eine stärkere Aufwölbung zu beobachten (Abb. 28d), die jedoch bereits das Primordium des Pistills darstellt. Das Gynoeceum ist, nach Kaute (1963), wahrscheinlich pseudomonomer. Die Anlagen der Petalen zeigen genau den gleichen Entwicklungsrhythmus wie die Sepalen. Das Wachstum eilt dem der Stamina voraus (Fig. 10). Die für die Petalen der Ranunculaceen typische Hemmung fehlt. Die Perianthverhältnisse von *Nandina* sind also etwa mit denen bei *Knowltonia* unter den Ranunculaceen zu vergleichen, d. h. die Blütenhülle von *Nandina* kann auch als Perigon aufgefaßt werden mit polyzyklischer sepaloider Außenhülle und di- bis trizyklischem petaloidem Schauapparat.

Berberis, Abb. 29

Die Gattung *Berberis* ist weitverbreitet und umfaßt ca. 500 Arten (Buchheim 1964). Die Blüten stehen meist in geschlossenen Trauben; sie besitzen zwei Vorblätter und eine doppelte Blütenhülle. Die Endblüten der Trauben sind fast stets, wenigstens im Perianth, schraubig gebaut, indem die Blätter der Blütenhülle die Schraube der Brakteen fortsetzen (vgl. Eichler, Bd. II, S. 135; Schmidt 1928 und Markgraf 1958, S. 2). Die Seitenblüten sind fast regelmäßig 3zählig-wirtelig. Die Zahl der Sepalenwirtel schwankt zwischen 1 und 4 (vgl. Ahrendt 1961). Bei der überwiegenden Mehrzahl der Arten sind 2 Kelchwirtel ausgebildet. Die Krone besteht immer aus 6 Petalen. Vor jedem Petalum ist ein Staubblatt zu finden. Die Antheren sind durch eine klappige Öffnungsweise ausgezeichnet. Das Gynoeceum ist als pseudomonomer zu deuten (Kaute 1963).

Die äußeren Sepalen bleiben meist klein und fallen früh ab. Die inneren Sepalen dagegen besitzen oft corollinischen Charakter und sind häufig sogar größer als die Kronblätter. Bei den von mir untersuchten *Berberis*-Arten zeigten die Sepalen des zweiten Wirtels sowohl der Gestalt nach als auch in der Nervatur große Übereinstimmung mit den Petalen, die sich nur durch den Besitz zweier subbasaler Drüsenhöcker (Nektarien) wesentlich unterscheiden. Bei *Berberis vulgaris* L. (Abb. 29), *B.* × *stenophylla* Lindl. und *B. chinensis* Poir. werden sämtliche Blätter der Blütenhülle einspurig innerviert.

Neben den in der Literatur oft erwähnten und als Beweis für die staminale Herkunft der Petalen gewerteten Mittelformen zwischen Petalen und

Stamina (vgl. LEINFELLNER 1955), die auch von mir wiederholt gefunden wurden, konnte ich in End- und Seitenblüten von *B. vulgaris* vereinzelt Sepalen mit einem Nektarium beobachten (vgl. Abb. 29b). Ebenso ist die distale Einbuchtung nicht auf die Petalen beschränkt, sondern sie tritt auch an den Sepalen einiger Arten auf (z. B. *Berberis chinensis, B. tischleri* und *B. buxifolia,* siehe: SCHMIDT 1928, Fig. 41 und 42, S. 356 f.).

Die Bildung des Schauapparates der Blüte wird innerhalb der Gattung *Berberis* auf die verschiedenste Weise zuwegegebracht. In vielen Fällen sind der innere Kelchwirtel und die beiden Petalenwirtel in etwa gleichem Maße daran beteiligt. Bei der Blüte von *Berberis buxifolia* (Abb. bei SCHMIDT, l. c.) bilden die großen Sepalen des zweiten Wirtels den Schauapparat. Die Petalen bleiben sehr klein. Einen unscheinbaren, aus lanzettlichen Sepalen zusammengesetzten Kelch besitzt die auf Formosa endemische Art *B. kawakamii* HAYATA. Hier wird die Gestalt der Blüte durch die Petalen bestimmt (vgl. LI 1963, S. 171, Fig. 62).

Die Ontogenie der Blüte wurde bei *B. vulgaris* untersucht. Sie ist weitgehend mit der Blütenentwicklung bei *Mahonia* identisch, die im folgenden Abschnitt eingehend geschildert wird. Die geringen Unterschiede werden dort angegeben.

Mahonia, Abb. 30—39, Taf. 22 und 23, Fig. 11—17

Die Arten der Gattung *Mahonia* sind mit den *Berberis*-Arten nah verwandt, so daß sie von PRANTL (1891) und anderen Autoren als Sektion in die Gattung *Berberis* eingegliedert wurden. *Mahonia* unterscheidet sich nur durch die stets gefiederten, wintergrünen Blätter und das Fehlen der Blattdornen von *Berberis.* Im Blütenbereich gibt es kein Merkmal, welches die beiden Gattungen klar voneinander trennen würde. Im Gegensatz zu den Angaben verschiedener Autoren (u. a. EICHLER, Bd. II, S. 136 und MARKGRAF 1958, S. 3) besitzen die Petalen vieler *Mahonia*-Arten deutliche Drüsenhöcker (vgl. Abb. 30c u. AHRENDT 1961). Auch die Infloreszenzform bietet kein Unterscheidungsmerkmal. In beiden Gruppen herrschen traubige Blütenstände vor, nur handelt es sich bei Mahonia oft um offene Trauben, d. h. es sind keine Terminalblüten ausgebildet. Ebensowenig sind die paarigen Anhängsel der Stamina (vgl. Abb. 30d) zur Trennung der beiden Gattungen zu verwenden, da sie nicht bei allen *Mahonia*-Arten zu beobachten sind. Den Filamentanhängseln kommt auch kein besonderer morphologischer Wert zu (vgl. FEDDE 1901). Auf jeden Fall handelt es sich dabei nicht um Nektarien (MARKGRAF 1958) oder Nebenblattbildungen (CITERNE 1892, S. 26). Gegen die letztere Deutung spricht vor allem die von FEDDE beschriebene spätere Entwicklung der Anhängsel, während Nebenblattbildungen meist durch eine proleptische Entwicklung charakterisiert sind.

Das Perianth ist bei *Mahonia* konstant pentazyklisch (AHRENDT). Die Sepalen werden von außen nach innen größer, und die Kelchblätter des dritten Wirtels sind häufig etwas größer als die Petalen, die bei den drei untersuchten

Arten apikal mit einem Einschnitt versehen sind. Die Gestalt der Perianthblätter ist bei *Mahonia gracilis* (Hartw.) Fedde (Abb. 30), *M. aquifolium* (Pursh) Nutt. und *M. bealei* (Fort.) Carr. gleich. Ebenso haben alle Blätter der Blütenhüllen der drei Arten die einspurige Innervierung gemeinsam. Nur der Grad der Verzweigung der Nervatur ist etwas unterschiedlich. Während sich das eine Leitbündel bei *M. gracilis* in 3 Nerven aufgabelt (vgl. Abb. 30), werden die Sepalen von *M. bealei* von der Basis an von 5 Nerven durchzogen. Weitere Verzweigung dieser Hauptnerven ist selten. Die bei *M. gracilis* und *M. aquifolium* ausgebildeten Filamentanhängsel sind bei *M. bealei* nicht zu finden.

Die Histogenese des Perianths von *Mahonia bealei*

M. bealei war wegen der streng zyklischen Anordnung sämtlicher Blütenorgane und der Länge der Infloreszenzen für die Erzielung der zum Studium der Histogenese notwendigen medianen Längsschnitte besonders geeignet. Außerdem erschien mir eine Überprüfung der Angaben von Schmidt (1928, S. 362) erforderlich, wonach Petalen und Stamina bei *Mahonia* Spaltprodukte einer einzigen Anlage bzw. von einem gemeinsamen Primordium ausgehende Organe sein sollen. Die gleiche Auffassung wurde von Janchen (1949) und von Budell (1964, S. 15) für *Mahonia* und *Berberis* vertreten.

Die Blüten stehen in langen, offenen Trauben. Sind sind vorblattlos und besitzen einen ca. 10 mm langen Blütenstiel. Die Blütenhülle besteht aus 5 trimeren Wirteln (Abb. 31a). Der Kelch setzt sich aus 3 Kreisen zusammen. Nach innen folgen 2 Kreise von Petalen, die je zwei Nektarienhöcker nahe der Basis tragen („Nektarblätter"). Die Petalen sind mit den vor ihnen stehenden Stamina am Grunde etwas verwachsen, so daß sie sich bei der Präparation meist mit diesen gemeinsam ablösen (Abb. 31b, vgl. auch *M. gracilis*, Abb. 30c).

Die Entwicklung der Blüten geht auf folgende Weise vor sich. In der Achsel des bereits kräftig entwickelten und mit einem Prokambiumstrang versehenen Tragblattes entsteht infolge periklinaler Teilungen im Subdermatogen eine Vorwölbung des Gewebes (Fig. 11). Zusätzlich ist in dieser Schicht und dem Dermatogen eine Häufung antiklinaler Zellteilungen zu beobachten, welche die durch die Aufwölbung notwendig gewordene Oberflächenvergrößerung bewirken. In der dritten Außenlage, deren Zellen sich ebenso wie die der beiden äußeren Zellschichten im Bereich der Achselknospenanlage durch große Zellkerne und geringe Vakuolisierung auszeichnen, ist eine erhöhte Teilungsaktivität zu beobachten. Die erste Anlage der Blüte weicht somit von der typischen Art der Anlage vegetativer Achselknospen ab, bei der die beiden Außenlagen — Dermatogen und Subdermatogen — nur in seltenen Ausnahmefällen Periklinalteilungen zeigen.

Die Achselknospe wölbt sich rasch hoch auf (Fig. 12 und Abb. 32). Bald ist eine zweischichtige Tunica zu erkennen, die allerdings nicht streng ungespalten bleibt (vgl. Abb. 34: Periklinalteilung im Subdermatogen an der Spitze

der Anlage). Die Anlage erstarkt durch häufige Zellteilung im Zentralmeristem in periklinaler und antiklinaler Richtung, während die Zellen der beiden Außenlagen sich fast ausschließlich antiklinal teilen. In Abb. 33 weist die Blütenanlage schon eine gewisse histologische Differenzierung auf (vgl. auch Fig. 13). Die Marksäule beginnt sich von dem breiten Saum meristematischer Zellschichten abzuheben. Sie wird auf der adaxialen Seite von einem Prokambiumstrang begrenzt. Dieser durchzieht die untere Hälfte der Blütenanlage und endet an der Stelle, an der die Knospe ihre größte Breite erreicht. In diesem Bereich ist eine Periklinalteilung im Subdermatogen zu beobachten, mit der die Anlage des median hinteren Sepalums, eines Blattes des ersten Kelchwirtels, eingeleitet wird. Die Kelchblattanlage ist auch bereits durch eine schwache Vorwölbung erkennbar. Auf der abaxialen Seite des Blütenkegels sind gleichzeitig die ersten periklinalen Teilungen im Subdermatogen zu sehen, welche die Entwicklung eines Kelchblattes des zweiten Perianthkreises einleiten. Prokambiales Gewebe ist auf dieser Seite der Blütenanlage jedoch noch nicht so klar zu erkennen, ebenso fehlt jede Vorwölbung.

Das in Abb. 34 wiedergegebene Stadium zeigt links die Primordien der adaxial-medianen Phyllome des ersten und dritten Kelchwirtels. Die Anlage des letzteren ist an zwei vollzogenen Periklinalteilungen im Subdermatogen zu erkennen. Die direkt darunter liegenden Zellen des Corpusgewebes haben ebenfalls periklinale Teilungen durchgemacht. Auf der rechten, abaxialen Seite der Blütenanlage ist über dem Primordium eines Kelchblattes des zweiten Wirtels eine periklinale Teilung im Subdermatogen im Stadium der Telophase. Hier entsteht ein Blatt des ersten Petalenwirtels.

Die anfängliche Entwicklung der Kronblattanlage stimmt völlig mit der der Sepalen überein (Abb. 35, Fig. 15). In den jungen Sepalen differenzieren sich bald akropetal prokambiale Stränge heraus (vgl. Fig. 14). Bei dem in Abb. 36 wiedergegebenen abaxialen Ausschnitt des in Fig. 14 abgebildeten Längsschnittes ist über der Anlage des einzigen median-vorn stehenden Kelchblattes (2. Wirtel) eine runde Vorwölbung ausgebildet, die zum Apex der Blüte hin nicht begrenzt ist. Der untere, stark vorgewölbte Teil ist das junge Kronblattprimordium, dessen Entwicklung wiederum durch periklinale Zellteilungen im Subdermatogen eingeleitet wird. Fünf Zellen weiter zur Spitze der Knospe hin ist eine weitere Periklinalteilung zu beobachten. Hier handelt es sich um die Bildung eines Staubblattprimordiums. Ganz deutlich erfolgt also die Anlegung der Petalen v o r derjenigen der Stamina und unabhängig von ihr.

Während die äußeren Sepalen, nach Ausgliederung einer subapikalen Initialzelle (vgl. KAUSSMANN 1941), eng an die jüngeren Anlagen gepreßt heranwachsen, bilden die Anlagen der Petalen und der jeweils davor stehenden Stamina zunächst eine breite und ungegliederte Anschwellung (Abb. 37). Petalum und Stamen wachsen kurze Zeit gemeinsam weiter. Beide Anlagen sind jedoch auf Grund des Zellmusters deutlich zu unterscheiden (vgl. Abb. 38). Durch die erhöhte Teilungsaktivität der an den Kanten ausgebildeten subepidermalen

Initialen bedingt, zeigt sich bald ein unterhalb der Mitte der Vorwölbung gelegener seichter Einschnitt, der schnell an Tiefe zunimmt (Abb. 39, Fig. 16). Der kleinere, untere Teil entwickelt sich weiter zum Petalum. Der breitere, durch runde Außenkontur charakterisierte, obere Abschnitt wird zum Staubblatt.

Diese Erscheinung wurde schon von SCHMIDT (l. c.) bei *Mahonia aquifolium* beobachtet und beschrieben sowie durch Umrißzeichnungen von Längsschnitten illustriert. Er bezeichnete die gemeinsame Aufwölbung als Sektorialprimordium. Nach SCHMIDT handelt es sich bei den Petalen und den Stamina von *Mahonia* — wie oben bereits erwähnt — um Spalthälften einer Anlage. Wie aus der soeben dargestellten histogenetischen Entwicklung der Blütenhülle von *M. bealei* klar zu ersehen ist, liegt hier jedoch nicht die Spaltung eines Primordiums vor. Vielmehr sind die ursprünglich räumlich und zeitlich getrennten Anlagen der Petalen und Stamina am Grunde kongenital miteinander verwachsen. Diese Tatsache ist auch von Interesse, weil, nach MATTFELD (1938, S. 104), bei den Ranales nirgends radiale Verwachsungen zwischen Petalen und Stamina vorkommen sollen (vgl. ECKARDT 1964a, S. (46)).

Bei der weiteren Entwicklung der Blüte bleiben die Petalen im Wachstum stark hinter den Stamina zurück. Ihre volle Größe erreichen sie erst kurz vor der Anthese. Die Sepalen dagegen, auch die anfangs etwas gehemmten Kelchblätter des 3. Wirtels (vgl. Abb. 39a), wachsen gleichmäßig weiter und umschließen die Blütenknospe bald ganz (Fig. 17). Die Entwicklung des Pistills wurde nicht verfolgt. KAUTE (l. c.) gibt eine eingehende Schilderung der Histogenese des Pistills von *Mahonia aquifolium*. Hier sei nur auf die in Abb. 38a bereits deutlich zu erkennende Aufwölbung der jungen Pistillanlage hingewiesen. Abb. 39a zeigt die Gliederung des Primordiums in einen breiten adaxialen Abschnitt und einen schmalen abaxialen Teil. Die auffällige Mächtigkeit der Plazentarseite der Pistillwand bleibt auch in der späteren Entwicklung erhalten (vgl. Fig. 17), da hier, nach KAUTE, ein gemindertes, solides Karpell enthalten ist. Das Gynoeceum ist demnach ebenfalls pseudomonomer.

Die Ontogenie der Blüte von *Berberis vulgaris* ist mit der bei *Mahonia* beschriebenen weitgehend identisch. Auch hier wölben sich Kron- und Staubblatt zunächst gemeinsam auf. Der einzige Unterschied besteht in einer anfänglichen Wachstumshemmung der Sepalen bei *Berberis*. Im älteren Zustand ergibt sich aber bei *Berberis* das gleiche Bild, welches dem in Fig. 17 von *Mahonia* gezeigten entspricht (vgl. auch die Fig. bei KAUTE). Die Entwicklungsgeschichte des Perianths der beiden Gattungen ist ein Beweis für die Homologie der doppelten Blütenhüllen dieser Gattungen mit den differenzierten Perianthien bei den Ranunculaceen.

Ranzania japonica ITO (1888)

ist die einzige Art der in Japan endemisch auftretenden Gattung. Sie war von dem gleichen Autor zuvor als *Podophyllum*-Art beschrieben worden (*P. japoni-*

cum). *Ranzania* ist eine dekorative Staude mit schönen hellvioletten Blüten mit einem Durchmesser von ca. 3 cm. (Ein Farbfoto findet sich bei Tanabe 1960, S. 39, und eine farbige Abb. in: Bot. Mag. 166, pl. 76, 1949).

Der Schauapparat der Blüten wird von 6 (2×3) petaloiden, länglich-ovalen Sepalen gebildet, die bis zu 2 cm lang werden. Die 6 apikal eingebuchteten Petalen sind sehr klein (5—6 mm lang). Sie besitzen eine fiederige Nervatur, indem in verschiedener Höhe ca. 6 selbst wieder verzweigte Seitennerven vom Medianus ausgehen. Über den beiden untersten Seitennerven befinden sich zwei kräftig entwickelte, orangegefärbte Drüsenhöcker, ganz den Verhältnissen bei *Berberis* entsprechend. Ebenso ist eine geringe basale Verwachsung mit den Stamina zu beobachten. Abbildungen der verschiedenen Perianthblätter finden sich bei Kumazawa (1937) und Turrill (1949). Außerhalb der zwei Sepalenwirtel, die den Schauapparat bilden, finden sich oft noch weitere, schmale, ca. 6 mm lange, zugespitzte Kelchblätter, deren Zahl offensichtlich schwankt. Ito und Turrill geben — einschließlich der beschriebenen petaloiden Sepalen — 3 Kelchwirtel an. Nach Tischler (1902) und Kumazawa (1937) sollen 4 Sepalenwirtel vorhanden sein, von denen allerdings der äußerste ausgesprochen rudimentär sein soll. Die 6 von mir untersuchten, aus Japan stammenden, fixierten Blüten besaßen im Höchstfalle 3 Kelchwirtel (3 Blüten). Bei zwei Blüten waren allein die 6 petaloiden Sepalen ausgebildet, während eine Blüte einen unvollständigen, aus zwei Blättchen bestehenden äußeren Kelchwirtel aufzuweisen hatte.

Die Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen von *Ranzania japonica* wird von Kumazawa, der die ganze Pflanze untersuchte, und von Turrill eingehend diskutiert. Die Morphologie der reproduktiven Organe und insbesondere die Gestaltung der Blütenhülle weisen auf eine engere Beziehung zu den Berberideae hin; auf der anderen Seite deuten die vegetativen Merkmale auf eine Verwandtschaft mit den Epimedieae.

In der Tribus Epimedieae wurden von Janchen (l. c.) eine Anzahl artenarmer Gattungen zusammengefaßt, von denen mir nur z. T. Material zugänglich war. Die 3 Gattungen *Caulophyllum, Leontice* und *Bongardia* wurden von Prantl (1891) in eine Gattung (*Leontice* s. l.) gestellt.

Mir standen nur einige Blüten von

Caulophyllum thalictroides (L.) Mich., Abb. 40,

zur Verfügung. Das Blütendiagramm stimmt mit dem von *Mahonia* überein. Der erste der drei trimeren Kelchwirtel besteht meist (bei 7 von 9 Blüten) aus einem winzigen und zwei mittelgroßen Blättchen (Abb. 40a, b). In einem Fall wurden nur zwei, in einem anderen vier Sepalen beobachtet, d. h. es kommen hier die gleichen geringen Schwankungen in den Zahlenverhältnissen vor wie bei *Ranzania*. Die 6 petaloiden inneren Sepalen sind untereinander etwa gleich groß. Sie sind, wie die äußeren Sepalen, mit einer einfachen, offenen Nervatur

ausgestattet (vgl. Abb. 40). Sämtliche Sepalen werden einspurig innerviert.

Die Petalen (40d) sind kleiner als die Stamina (40e) und bestehen aus einem filamentartigen Stiel mit einer fächerförmigen, fleischigen Spreite. Der gebogene obere Rand der Petalen fungiert wahrscheinlich als Nektarium, wie die reiche Verzweigung der Nervatur vermuten läßt.

Die winzigen Petalen von *Leontice leontopetalum* L. sind ebenfalls am Rande drüsig (vgl. Citerne l. c., Pl. II, fig. 4, 5 und Tören 1963). Bei anderen *Leontice*-Arten (*L. eversmanni* und *L. minor*) sind, nach Citerne, auf der Innenseite der Petalen je zwei Nektarien vorhanden, die jedoch im Verhältnis zur Blattfläche größer sind als die paarigen Drüsenhöcker der *Berberis*-Kronblätter.

Während die Petalen der ebengenannten Arten alle bedeutend kleiner als die petaloiden inneren Sepalen sind, bilden sie bei der nah verwandten *Bongardia chrysogonum* Boiss. allein den Schauapparat der Blüte. Der Kelch besteht aus zwei trimeren Kreisen ungleich gestalteter Sepalen. Die 6 apikal gezähnten Petalen besitzen kurz über der Basis eine flache Nektargrube (vgl. Tören 1950).

Vancouveria und *Epimedium*

sind zwei verwandte Taxa, die früher oft zu einer Gattung vereint wurden. Zu *Vancouveria* gehören 3 im pazifischen Nordamerika beheimatete Arten, deren Blüten sich aus trimeren Wirteln zusammensetzen. Bei *Epimedium* dagegen sind die Blüten dimer. Die ca. 25 Arten der Gattung sind von Ostasien bis Südeuropa verbreitet. Eine Art, *E. alpinum* L., kommt auch in den Südalpen vor.

Es sind meist 4—5 Kelchwirtel vorhanden, die bis auf die beiden innersten, stets corollinischen Wirtel bei der Anthese abfallen. Die äußeren Sepalen sind klein und sepaloid. Die Petalen sind vielgestaltig und für die Gliederung der Gruppe wichtig. Stearn (1938) unterscheidet in seiner Monographie bei *Epimedium* 6 Petalentypen. In den ungespornten Petalen von *E. diphyllum* Lodd. (= *Aceranthus diphyllus* Morr. et Decne.), die nur eine schwache mediane Nektarfurche besitzen, sieht er den ursprünglichsten Typ.

Bekannt sind die mehr oder weniger lang gespornten, nektarfertilen Petalen der meisten *Epimedium*-Arten (z. B. *E. alpinum*, Abb. bei Markgraf 1958). Diese Petalenform erinnert stark an die Kronblätter von *Aquilegia*, nur liegt der Sporn bei *Epimedium* über den corollinischen Sepalen der obersten beiden Kelchwirtel, was durch die regelmäßige Alternanz der dimeren Wirtel bedingt ist. Auch die verspätete Entwicklung der *Epimedium*-Petalen gleicht der Ontogenie der Petalen von *Aquilegia* (vgl. Payer 1857, pl. 52, fig. 31 und 33).

Bei einem Teil der Arten erreicht der Sporn etwa die Länge der Sepalen, eine andere Gruppe ist durch weit längere Petalensporne gekennzeichnet (z. B. *E. grandiflorum* Morr.). Die Petalen der trimeren Blüten von *Vancouveria* erreichen etwa die Länge der Stamina und sind kürzer als die inneren Sepalen. Bei *V. hexandra* (Hook.) Morr. et Decne. sind sie in einen langen, abgeflach-

ten Stiel und einen schwach gespornten Spreitenteil gegliedert, so daß sie eine gewisse gestaltliche Ähnlichkeit mit den Petalen der Ranunculaceengattung *Aconitum* erkennen lassen (vgl. Stearn 1938, S. 447, fig. 5 u. 6). Die ebenfalls bei Stearn (S. 453, fig. 12) abgebildeten Petalen von *Vancouveria planipetala* sind völlig ungespornt.

Die Innervierung der Blütenhülle wurde bei *V. hexandra* untersucht. Sämtliche Perianthblätter sind einspurig. Die Nervatur der Kelch- und Kronblätter ist wenig verzweigt und offen.

Plagiorhegma und *Jeffersonia*, Abb. 41,

sind zwei monotypische Gattungen. *Plagiorhegma dubium* Maxim. wurde früher als *Jeffersonia*-Art angesehen (*J. dubia* Benth. et Hook. f. ex Baker et Moore). Die Art ist in Ostasien beheimatet. Das Verbreitungsgebiet von *Jeffersonia diphylla* (L.) Pers. liegt im atlantischen Nordamerika.

Plagiorhegma besitzt, nach den Untersuchungen von Kaute (1963, S. 64), „eine komplexe geschlossene Infloreszenz . . ., deren cymöse Partialinfloreszenzen Wickeltendenz zeigen." Bei *Jeffersonia* stehen die Blüten einzeln, d. h. die Infloreszenz ist bis auf die Terminalblüte reduziert.

Das Blütendiagramm der beiden Arten wurde von einigen Autoren als trimer wirtelig angesehen (z. B. Baillon 1872 und Citerne), andere beschrieben es als tetramer (z. B. De Candolle, Endlicher und Calloni 1887), wobei für die inneren Wirtel meist Vermehrung durch Dédoublement angenommen wurde. Schmidt (1928) hingegen faßte die Blüten als primär azyklisch auf. Diese Ansicht wurde schon 1891 von Foerste — wenigsten für den Kelch von *Jeffersonia diphylla* — vertreten. Kaute (l. c.) stellte nun fest, daß die Terminalblüten der Infloreszenz von *Plagiorhegma* gegenüber den fast regelmäßig trimer gebauten Seitenblüten eine erhöhte Zahl von Blütenorganen aufzuweisen haben. Es ergaben sich folgende allgemeine Blütenformen: Sepalen 6—11, Petalen 6—11, Stamina 6—9 und 1 Pistill. Kaute (S. 66) hält auch die Endblüten für zyklisch: „Ein Wechsel von spiraligem zu wirteligem Blütenbau innerhalb einer Infloreszenz ist nicht wahrscheinlich." Dieser Ansicht kann ich mich jedoch nicht anschließen, und die Auffassung von Schmidt scheint mir hier doch richtiger. Es sei in diesem Zusammenhang auch an die im Perianth regelmäßig schraubig gebauten Endblüten der geschlossenen Trauben von *Berberis* erinnert. Die Vermehrung der Blütenorgane — insbesondere die schwankenden Zahlen in der Blütenhülle — lassen sich nicht allein durch Dédoublement erklären. In der Krone und im Androeceum ist eine Spaltung der Anlagen zweifellos häufig (Abb. 41a und d). In einem solchen Fall liefert die Art der Innervierung den eindeutigen Beweis für den gemeinsamen Ursprung zweier benachbarter Blätter, da die Blattspurstränge dieser Phyllome von einem Punkt der Stele ausgehen (vgl. Abb. 41d).

Abb. 41a und b zeigen die Querschnitte der Knospe einer Terminalblüte von *Plagiorhegma dubium*. Die 10 Sepalen werden alle von selbständi-

gen Blattspursträngen versorgt. Ein Dédoublement ist also im Kelch kaum anzunehmen. Die Sepalen sind unregelmäßig schraubig angeordnet. Der mittlere Divergenzwinkel beträgt ca. 136°, mit Abweichungen bis zu 34°. Diese starken Schwankungen der Winkelwerte dürften mit der zum Inneren der Blüte hin verstärkten Tendenz zur Bildung von trimeren Wirteln zusammenhängen. Bei der Anordnung von Krone und Androeceum ist bemerkenswert, daß hier, trotz der nicht streng eingehaltenen Wirteligkeit, die Zahl der Staubblattanlagen mit der der Petalen stets übereinstimmt, wenn man von der Verdoppelung einzelner Anlagen absieht. Und zwar sind Petalen und Stamina radial gepaart. Diese Erscheinung war schon bei *Berberis* und *Mahonia* auffällig.

Die Innervierung der Perianthblätter ist bei *Plagiorhegma* und *Jeffersonia* fast stets unilakunär, nur das äußerste Sepalum ist manchmal tri- oder bilakunär. Während die 3—5 Blattspursträngе der Sepalen sehr früh selbständig werden, verzweigt sich das einzelne Leitbündel, welches ein Petalum versorgt, erst kurz vor Eintritt in das Blatt. Der Übergang zwischen den beiden Innervierungsformen ist gleitend.

Auch in der Gestalt sind manchmal Übergänge zwischen Sepalen und Petalen bei *Jeffersonia diphylla* zu beobachten. Die Petalen besitzen an ihrer verschmälerten Basis ein schwach entwickeltes Polster aus drüsigem Gewebe, das erstmals von Calloni (1887) als Nektarium beschrieben wurde. In den Blüten der regelmäßig blühenden Bestände des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem konnte jedoch eine Nektarsekretion nicht beobachtet werden.

Bei *Plagiorhegma dubium* ist die gestaltliche Differenzierung zwischen Sepalen und Petalen stärker ausgeprägt. Die Sepalen haben die für Kelchblätter typische Form: breite Ansatzfläche, größte Breite kurz über der Basis und starke Verjüngung zur Spitze hin. Die Petalen sind weit größer, rundlich, und sie sind mit sehr schmaler Basis inseriert. Sie sind nektarsteril.

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Perianthblättern der Berberidoideae besitzen die Blütenhüllblätter von *Plagiorhegma* und *Jeffersonia* eine reichverzweigte Nervatur. Die Nervatur der Sepalen ist meist völlig offen, bei den Petalen sind in der unteren Hälfte viele Anastomosen vorhanden. Die Entwicklungsgeschichte ist auch hier wieder ein wertvoller Helfer für die Feststellung der Homologie der Petalen mit denen der Berberideae und der anderen Gattungen der Epimedieae, da sie die gleiche typische Entwicklungsverzögerung zeigen (vgl. Abb. 41e).

Achlys

Die aus zwei einander sehr nahestehenden Arten bestehende Gattung *Achlys* wird meist als völlig perianthlos beschrieben. Eine von mir untersuchte, aus Japan stammende Ähre mit vollentwickelten Blüten von *A. japonica* Maxim. zeigte in der Tat keine Andeutung einer Blütenhülle. Bei *A. triphylla* DC. fand Calloni (1888) an jungen Blüten einen ungegliederten, rudimentären Perigonsaum ohne Leitbündelversorgung, der die Stamina ringförmig umgab.

Dieser Perianthrest soll nur in frühen Entwicklungsstadien der Blüten zu beobachten sein. Baillon hatte schon 1872 (S. 61, Fußnote 1) auf das Vorhandensein eines „petit bourrelet saillant" an der Basis der Stamina hingewiesen. *Achlys* ist demnach apochlamydeisch, d. h. sekundär achlamydeisch. Der Verlust der Blütenhülle ist möglicherweise durch den Übergang zur Anemogamie bedingt.

Podophylloideae

Die zweite Unterfamilie der Berberidaceen besteht bei Janchen aus nur zwei Gattungen: *Podophyllum* und *Diphylleia*. Das Hauptcharakteristikum dieser Gruppe ist das Fehlen von „Nektarblättern", d. h. von nektarfertilen Petalen. Janchen hält die doppelte Blütenhülle der beiden Gattungen für ein differenziertes Perigon, das dem Kelch der Berberidoideae homolog ist. Er beruft sich dabei auf die Arbeit von Schmidt (1928). Ebenso hatte Prantl (1891, S. 72) das gesamte Perianth von *Podophyllum* und *Diphylleia* mit dem Kelch der anderen Berberidaceae gleichgesetzt. Die Petalen der Podophylloideae sollen also den nektarfertilen Petalen der Berberidoideae nicht homolog sein. Mehrere andere Autoren sprachen sich jedoch für die Homologie sämtlicher Petalenformen der Berberidaceae aus, so u. a. Eichler (1878, S. 137), Wettstein (1935, S. 707 f.) und besonders Himmelbaur (1913), der die Petalen von *Podophyllum* ausdrücklich als steril gewordene „Honigblätter" betrachtet.

Podophyllum, Abb. 42

Von den 6 Arten der ostasiatisch-nordamerikanisch verbreiteten Gattung wurde die aus dem pazifischen Nordamerika stammende Art *Podophyllum peltatum* L. eingehender untersucht. Daneben wurde Material von *P. emodi* Wall., einer im Himalaya beheimateten Art, zum Vergleich herangezogen.

Die Blüten sind trimer-zyklisch gebaut. Dédoublement ist in Krone und Androeceum häufig. Die Angaben über die Zahl der Kelchwirtel schwanken zwischen 1 und 3. Bei den beiden untersuchten Arten wurden stets mindestens 6 Sepalen beobachtet. Bei 3 von 10 Blüten der Art *P. peltatum* waren sogar 3 Sepalenwirtel ausgebildet. Die 9 Sepalen waren jedoch nur bei einer Blüte alle gleich groß. Bei allen anderen Blüten bestand der äußerste Kelchwirtel aus winzigen Schüppchen, zum Teil waren die 3 Blättchen verschieden groß und zeigten Übergänge zu den normalen Sepalen. Diese sind in der Knospe fest aufeinander gepreßt und teilweise miteinander verzahnt, so daß sie häufig bei der Anthese als Haube abgeworfen werden. Die Kelchblätter sind sehr dick und bilden so einen wirksamen Knospenschutz (vgl. Abb. 42a). Die Sepalen sind trilakunär und mehrspurig, die Petalen unilakunär-einspurig. Das eine Leitbündel verzweigt sich jedoch sofort in drei Äste (Kumazawa 1930 a). Der Übergang zwischen beiden Innervierungsformen ist — ähnlich wie bei *Jeffersonia* — gleitend. Die Kelchblätter zeigen die typische Sepalengestalt mit der größten

Breite nahe der Basis. Ihre Nervatur besteht in der unteren Blatthälfte aus mehreren, parallel verlaufenden Nerven, die in der oberen Hälfte ein dichtes Nervaturnetz bilden.

Die Petalen sind in der voll ausgebildeten Blüte weit größer als die Sepalen. Sie erreichen eine Länge von 2,5—3 cm und haben eine keilförmige Gestalt. Die dichte Nervatur ist bei *Podophyllum emodi* weitgehend offen. Die Petalen von *P. peltatum* dagegen besitzen ein geschlossenes Nervaturnetz. In Gestalt und Nervatur sind zwischen Sepalen und Petalen keine gleitenden Übergänge zu finden. In 3 Fällen wurden Zwischenformen mit Chimärencharakter beobachtet, bei denen Sepalen- und Petalengewebe scharf aneinander angrenzten.

Das bereits erwähnte Dédoublement ist in der Krone nicht sehr häufig. Im Androeceum dagegen stehen sehr oft 3 Stamina anstelle eines Staubblattes. Bei vielen Blüten ist das im inneren Staubblattwirtel gleichmäßig der Fall. Die Vermehrung einzelner Stamina ist aber auch nicht selten (vgl. Abb. 42a). In Blüten mit einer solchen asymetrischen Entwicklung im Androeceum fand ich wiederholt winzige Rudimente unentwickelter Anlagen (Abb. 42a). Diese treten nicht nur seitlich am Grunde innerer Stamina, sondern ebenso an den entsprechenden Stellen der äußeren Staubblätter auf. Möglicherweise handelt es sich hierbei um zusätzliche Petalenanlagen, die in der Entwicklung stehengeblieben sind.

In frühen Stadien der Blütenentwicklung ergibt sich dasselbe Bild wie bei *Plagiorhegma* (vgl. Abb. 42b und 41e). Das anfangs gehemmte Wachstum der Petalen, das Fehlen von Nektarsekretion sowie Gestalt und Innervierung der Petalen und Sepalen sprechen eindeutig für eine homologe Übereinstimmung der Blütenhülle von *Podophyllum* mit der von *Plagiorhegma* und *Jeffersonia*. Der Entwicklungsrhythmus der Petalen der 3 Gattungen und das rudimentäre Nektarium der *Jeffersonia*-Kronblätter lassen die morphologische Gleichwertigkeit dieser Petalen mit den nektarfertilen Petalen der anderen Berberidaceen als sehr wahrscheinlich erscheinen. Die oben erwähnte Ansicht von Schmidt und Janchen ist also abzulehnen. Im wesentlichen gelten diese Ausführungen auch für

Diphylleia, Abb. 43.

Eine der 3 *Diphylleia*-Arten konnte untersucht werden. Die Blüten von *D. cymosa* Mich., einer Art des atlantischen Nordamerika, haben einen Kelch aus 3 wohlausgebildeten Sepalen. Außerhalb dieses trimeren Kelchwirtels findet sich sehr häufig noch ein Wirtel winziger Blättchen, ähnlich wie bei *Podophyllum* (vgl. Abb. 43a). Das median gelegene Blättchen des äußeren Wirtels ist oft besonders klein und wird in vielen Blüten gar nicht ausgebildet (vgl. Abb. 43b). Andererseits kommen auch Blüten mit größeren äußeren Sepalen vor, welche die Länge der Knospe erreichen können. Sie sind aber immer schmaler als die Sepalen des zweiten Wirtels. Drei und mehr Kelchwirtel, wie

sie von Himmelbaur (1913) angegeben werden, wurden bei 20 untersuchten Blüten nicht beobachtet. De Candolle (1824) und Tischler (1902) geben nur 3 Sepalen an. Die rudimentären Sepalen des äußeren Wirtels werten die Autoren offensichtlich als Vorblätter, ebenso wie es Tischler mit den kleinen äußeren Sepalen von *Podophyllum* tut. Die in pleiochasialen Infloreszenzen stehenden Blüten von *Diphylleia cymosa* besitzen jedoch regelmäßig 2 schuppige Vorblätter, die weit von der Blüte entfernt sind und aus deren Achseln meist weitere Verzweigung erfolgt. Die Sepalen des zweiten Wirtels werden unilakunär-dreispurig innerviert. Sie fallen bei der Anthese ab.

Die 6 in 2 Wirteln stehenden Petalen bilden den Schauapparat der Blüte. Sind sind, nach anfänglicher Entwicklungsverzögerung, zuletzt etwas größer als die Sepalen. In Gestalt und Nervatur sind sie den Petalen von *Podophyllum* sehr ähnlich, erreichen aber nur ein Viertel der Größe dieser Petalen. Die Nervatur ist auf die bei *Podophyllum* zu beobachtenden Hauptnerven beschränkt. Der eine Blattspurstrang des Petalums verzweigt sich am Grunde des Blattes in ca. 5 Nerven, die in der Blattfläche noch weitere Seitenäste abgeben. Etwa in der Mitte des Petalums ist eine Häufung von Anastomosen typisch.

Übergänge zwischen Sepalen und Petalen wurden nicht festgestellt. In den Beständen des Botanischen Gartens in Berlin-Dahlem wurden dagegen häufig halbpetaloide Stamina beobachtet (vgl. Abb. 43 c—e). Die Verlaubung erfolgt hier nicht halbseitig, wie es schon bei verschiedenen Arten geschildert wurde (z. B. *Berberis* × *stenophylla*), vielmehr handelt es sich um ein Auswachsen des Konnektivs, das bei normalen Stamina (Abb. 43c) die Pollensäcke nur wenig überragt.

Zusammenfassung

Die monotypische Gattung *Nandina* weicht in der Perianthbildung von allen anderen Gattungen der Berberidaceae ab: Die hohe Zahl von Perianthwirteln (bis zu 13!), das Fehlen von Nektarien und die morphologische Gleichwertigkeit von Sepalen und Petalen sind die Besonderheiten der Art. Es erscheint deshalb als günstiger, *Nandina* von den anderer Taxa stärker abzuheben, etwa als eigene Unterfamilie. Von Hutchinson (1959) und Takhtajan (1959) wird *Nandina* sogar in den Rang einer Familie erhoben.

Bei den restlichen Gattungen der Berberidoideae sind die Perianthverhältnisse, trotz größerer Unterschiede in der Gestaltung, prinzipiell recht einheitlich. Bei den meisten Taxa wird der Schauapparat der Blüten von den inneren Sepalen gebildet, z. T. mit Beteiligung der Petalen (*Mahonia*, viele *Berberis*-Arten, *Ranzania, Caulophyllum, Leontice, Vancouveria* und *Epimedium*). Nur bei einigen *Berberis*-Arten, *Bongardia, Plagiorhegma* und *Jeffersonia* bestimmen allein die Petalen den Habitus der Blüte. Die Petalen

sind meist nektarfertil. Sie besitzen entweder paarige Drüsenhöcker, die subbasal auf der Ventralseite liegen (*Berberis, Mahonia, Ranzania* und *Leontice*), sind am ganzen distalen Rand drüsig (*Caulophyllum*) oder haben am Grund eine Nektargrube (*Bongardia*), die auch zu einem ± langen Sporn ausgezogen sein kann (*Epimedium*). Die Petalen von *Plagiorhegma* und *Jeffersonia* sind nektarsteril, obwohl am Grund plasmareiches, drüsenähnliches Gewebe ausgebildet ist (rudimentäres Nektarium?). Die Blüten von *Achlys* sind apochlamydeisch.

Die Blütenhülle der Podophylloideae zeigt die gleichen Merkmale wie diejenige von *Plagiorhegma* und *Jeffersonia*. Die relativ unscheinbaren Sepalen fallen bei der Anthese ab, und die großen nektarsterilen Petalen bilden den Schauapparat.

Gestalt und Nervatur sind bei den Sepalen und Petalen meist deutlich unterschiedlich, nur bei *Nandina* und einigen *Berberis*-Arten sind die inneren Sepalen und die Petalen außerordentlich ähnlich.

Die Innervierung sämtlicher Perianthblätter ist — von sehr wenigen Ausnahmen einzelner Sepalen abgesehen — immer unilakunär. Meist ist auch nur ein Blattspurstrang vorhanden, der sich erst am Grunde der Blütenhüllblätter verzweigt. Nur bei *Plagiorhegma, Jeffersonia, Podophyllum* und *Diphylleia* werden die Sepalen regelmäßig durch mehrere (3—5) Blattspurstränge versorgt.

Die Anordnung der Perianthteile ist meist zyklisch. Trimerie herrscht vor, nur bei *Epimedium* sind die Blüten dimer gebaut. Bei den Gattungen *Berberis, Plagiorhegma* und *Jeffersonia* sind die Perianthblätter der Terminalblüten schraubig angeordnet. Vermehrung durch Dédoublement ist in der Krone und im Androeceum von *Plagiorhegma, Jeffersonia* und *Podophyllum* häufig.

Die Entwicklungsgeschichte stimmt — abgesehen von *Nandina* — bei allen Gattungen im Prinzip überein. Die Petalen zeigen eine deutliche Wachstumsverzögerung gegenüber den Sepalen und Stamina. Bei *Berberis, Mahonia* und *Ranzania* ist eine geringe basale Verwachsung in radialer Richtung zwischen Petalen und Stamina zu beobachten, was durch eine gemeinsame Aufwölbung der übereinanderstehenden Anlagen der Kron- und Staubblätter bedingt ist. *Nandina* bildet eine Ausnahme, da die Petalen in ihrer Entwicklung keine Hemmung erfahren.

4. Lardizabalaceae

Zu den Lardizabalaceae werden heute 8 Gattungen mit etwa 30 Arten gerechnet (Buchheim 1964). Die Familie zeigt enge verwandtschaftliche Beziehungen zu den Berberidaceae, in die sie von Bentham & Hooker und Baillon sogar als Tribus eingereiht wurde. Noch näher verwandt ist sie mit den Menispermaceae (vgl. Eichler 1878, S. 143 f.).

Die Blüten sind stets radiär und trimer-zyklisch. Im Gegensatz zu denen der Berberidaceae sind sie meist eingeschlechtig; Rudimente des jeweils anderen Geschlechts sind jedoch immer vorhanden. Viele Arten sind polygam. Die Blütenhülle besteht meist aus 2 Kreisen mehr oder weniger petaloider Sepalen. Nur 5 Gattungen besitzen Petalen, die stets viel kleiner als die Kelchblätter sind. Die 3 restlichen Genera sind apopetal.

Boquila trifoliolata (DC.) Decne., Abb. 44,

ist eine der Arten, deren Blüten Petalen besitzen. Es handelt sich um eine Liane, die in Chile vorkommt, woher auch das von mir untersuchte Herbarmaterial stammt (Valdivia, 12. 10. 1902, leg. O. Buchtien). Die folgenden Angaben beziehen sich nur auf männliche Blüten, da mir weibliche Blüten nicht zur Verfügung standen. Die kleinen Blüten besitzen eine Blütenhülle aus 2×3 Sepalen mit imbrikater Aestivation. Bei einer von 6 Blüten waren 3 Kelchwirtel ausgebildet. Die Blätter der beiden Kelchwirtel unterscheiden sich nur wenig (vgl. Abb. 44 a und b). Die Nervatur der inneren Sepalen ist etwas ärmer.

Auf den Kelch folgen 6 sehr kleine lanzettliche Petalen (Abb. 44c—e). Am Rand der Petalen sind oft leichte Wülste zu finden. Prantl (1887) hält eine Nektarsekretion der Petalen für sehr wahrscheinlich und bezeichnet sie deshalb auch als „Honigblätter". Die Nervatur der Petalen ist auf den Medianus und wenige von diesem ausgehende Seitennerven beschränkt. Die Filamente der 6—10 Stamina sind zu einer Röhre verwachsen, welche die rudimentären Karpelle einschließt.

Holboellia latifolia Wall., Abb. 45,

ist ein weiterer Typ mit doppelter Blütenhülle. Die Petalen sind jedoch nur rudimentär ausgebildet. Von der Art konnte ebenfalls nur Herbarmaterial untersucht werden, das in China gesammelt worden war (leg. Delavay, nr. 3353). Die Blüten sind tulpenförmig. Gute Abbildungen finden sich bei Baillon (1872, S. 45 f., Fig. 37—40).

Die Sepalen der beiden Kelchwirtel sind unterschiedlich gestaltet. Die fleischigen Blätter des äußeren Kreises sind länglichoval und sind mit breiter Basis inseriert. Sie werden meist von 9 Nerven durchzogen, die sich im Blatt nur selten verzweigen (Abb. 45a). Die Aestivation ist klappig. Die weniger fleischigen inneren Sepalen sind von rhomboider Gestalt. Sie sind am Grund relativ schmal, und die Nervatur ist in der Blattfläche stärker verzweigt (Abb. 45b). Auf die bis zu 14 mm langen Sepalen folgen 2 Wirtel winziger, höchstens 1 mm langer Petalen, die Eichler (l. c.) als „nektarienförmige Schüppchen" bezeichnet hat. (Buchheim, 1964, verwendet in Anlehnung an Prantl der Termini Perigon und Honigblätter, Burtt, 1964, unterscheidet in ähnlicher Weise zwischen „tepals" und „glands".) Die Petalen des inneren Kreises sind noch schmaler als die des äußeren (vgl. Abb. 45c und d). Die Nervatur ist bis auf einen kurzen Mittelnerv reduziert.

Die 6—10 Stamina erreichen fast die Größe der Sepalen. Sie stehen säulenförmig in der Blüte zusammen, da die Filamente miteinander verklebt sind. Die Antheren sind extrors, was für die ganze Familie charakteristisch ist. Das eine Leitbündel der Stamina bildet am oberen Ende der Anthere häufig eine kurze Gabel. Es ist ein kurzer Konnektivfortsatz vorhanden (vgl. Abb. 45 e).

Zusammenfassend ergibt sich für die Lardizabalaceae folgendes: In der streng wirteligen Blütenhülle besteht eine Reduktionstendenz, der bei 3 Gattungen (*Decaisnea, Stauntonia* und *Akebia*) die Petalen zum Opfer fallen. Bei *Akebia* wird außerdem der zweite Sepalenwirtel reduziert, der aber im Gegensatz zu den Petalen häufig durch Rudimente angedeutet ist.

Die Blüten der übrigen 5 Genera besitzen noch kleine oder bis auf winzige Schüppchen zurückgebildete Petalen.

5. Menispermaceae

Die Menispermaceae sind eine relativ umfangreiche Familie mit 67 Gattungen und 425 Arten (Buchheim 1964) mit meist tropischer Verbreitung. Wie bei den Lardizabalaceae handelt es sich vorwiegend um Lianen. Auf die nahe Verwandtschaft der beiden Familien wurde schon hingewiesen. Im Gegensatz zu den Lardizabalaceae sind die Menispermaceae fast ausnahmslos diözisch.

Die meist sehr kleinen Blüten sind vorwiegend zyklisch und trimer gebaut. Die Zahl der Perianthwirtel ist stark schwankend. Daneben sind Blüten mit schraubig angeordnetem Perianth bei mehreren Gattungen nicht selten. Die gestaltlichen Modifikationen der verschiedenen Phyllome der Blütenhülle sind vergleichsweise gering, und besonders bei den hemizyklischen Blüten sind die Übergänge zwischen den Perianthblattkategorien gleitend. Der Monograph der Familie, Diels, schreibt dazu (1910, S. 19): „So ergiebt sich zweifellos, dass bei den Menispermaceen zwischen Vorblättern, Kelchblättern, Blumenblättern und Staubblättern ursprünglich keine scharfen Grenzen liegen, dass es kein Kriterium geben kann, solche zu unterscheiden, dass bei der Beschreibung eine solche Scheidung aus rein praktischen Gründen vorgenommen wird, auch bei solchen Gruppen, wo sie willkürlich bleiben muss, weil die biologische und morphologische Differenzierung der einzelnen Kategorien noch nicht genügend fortgeschritten ist. In derartigen Fällen bezeugen dann die Zahlenverhältnisse deutlich, daß es sich um keine realen, sondern um konstruierte Unterschiede handelt." Trotzdem kann man bei vielen Arten klar zwischen Sepalen und Petalen unterscheiden.

Die Kelchblätter stehen sehr oft in enger morphologischer Beziehung zu den Vorblättern. „Die Blumenblätter stehen phyletisch in sehr vielen Fällen in Beziehung zu den Staubblättern", schreibt Diels und belegt diese Ansicht durch mehrere Beispiele (S. 22 f.).

Die charakteristischste Petalenform der Menispermaceen beschreibt Diels wie folgt (S. 23): „Ein gewöhnlicher Typus ist das kleine schwachfleischige oder fast wachsartig konsistente Blättchen mit einwärts umgeschlagenen Rändern, die in der so gebildeten Rinne Nektar absondern, also Seitenstücke zu manchen Ranunculaceen-Nektarien bilden. Wie weit diese Nektarerzeugung verbreitet ist, lässt sich an getrocknetem Material natürlich nicht ermitteln, es muss in der Natur untersucht werden. Doch scheint sie nicht ganz selten zu fehlen."

Bemerkenswert ist noch die Tatsache, daß bei einigen Gattungen (besonders bei *Cyclea*) sowohl Synsepalie als auch Sympetalie vorkommt (vgl. Diels 1910, S. 313, Fig. 93).

Die Ausführungen des wohl besten Kenners der Familie sollen nun nur noch kurz durch drei Beispiele illustriert werden.

Menispermum canadense L., Abb. 46,

ist eine der Arten mit hemizyklischen Blüten. Die Zahlenverhältnisse sind deshalb im Perianth stark schwankend: es sind bei den ♂ Blüten 6—10 Sepalen und 6—9 Petalen zu finden. Auf Grund der schraubigen Anordnung — in einigen Fällen waren die Phyllome der Blütenhülle weitgehend der Limitdivergenz von 137½° folgend angeordnet— ist der Übergang zwischen Sepalen und Petalen gleitend (vgl. Abb. 46). Form und Textur der Sepalen werden stufenweise umgewandelt, bis die typische fleischige Petalenform erreicht ist (Abb. 46c—g). Nektarsekretion konnte an diesen Petalen nicht nachgewiesen werden (vgl. auch Prantl 1887).

Die Basis ist bei allen Perianthblättern außerordentlich schmal. Die einspurige Innervierung sämtlicher Blütenhüllblätter, auf die Smith (1928) und Puri (1951) bereits hingewiesen haben, dürfte damit im Zusammenhang stehen. Die von Diels erwähnten Übergangsformen zwischen Petalen und Stamina wurden von mir auch öfter gefunden. Ähnliche Mittelbildungen zwischen Petalen und Staminodien sind in den ♀ Blüten zu beobachten (Abb. 46h—k).

In den Blüten der zweiten *Menispermum*-Art, *M. dauricum* DC., sind die Verhältnisse ganz entsprechend.

Trotz der großen Ähnlichkeit in der Gestalt und der Übereinstimmung in der Innervierung von Sepalen und Petalen verhalten sich beide Blattformen in der Ontogenese unterschiedlich. Die Petalen zeigen auch hier die typische Entwicklungsverzögerung gegenüber den Sepalen und Stamina.

Tinospora crispa (L.) Miers, Abb. 47

Zu der Gattung *Tinospora* werden 24 Arten gerechnet. Es konnte aus Java stammendes Alkoholmaterial weiblicher Blüten der obengenannten Art aus der Sammlung des Botanischen Museums in Berlin-Dahlem untersucht werden.

Der Kelch besteht aus 2 trimeren Wirteln. Der äußere Wirtel setzt sich aus 3 winzigen dreieckigen Blättchen zusammen (Abb. 47a). Der zweite Kreis bildet die eigentliche Hülle der Blüten. Die zarten inneren Sepalen sind oval und werden von 5 Nerven durchzogen, die an der Basis des Blattes durch Verzweigung aus einem Blattspurstrang hervorgehen (Abb. 47b und c). Auf den Kelch folgen in normaler Alternanz 6 Petalen, die weit kleiner als die Sepalen des zweiten Wirtels sind. Die Petalen beider Kreise sind gleich gebaut, nur das Ein- bzw. Ausklappen der Seiten der oberen Hälfte lassen sie als verschiedengestaltet erscheinen (Abb. 47 d und e). Im unteren Teil sind die Petalen seitlich dicht mit mehrzelligen keuligen Drüsenhaaren besetzt (Abb. 47f). Zwischen den Petalen und dem trimeren apokarpen Gynoeceum sind 6 stiftförmige Staminodien ausgebildet (Abb. 47g).

Penianthus zenkeri (Engl.) Diels, Abb. 48,

ist wieder eine Art mit variablen Zahlenverhältnissen im Perianth. Mir stand Alkoholmaterial aus dem Botanischen Museum in Berlin-Dahlem zur Verfügung, das von Diels (1910, S. 101) in seiner Monographie der Menispermaceen zitiert wird („Kamerun: Bipinde, um 150 m, blüh. im März, Zenker, n. 1313"). Zu der Gattung werden nur 2 westafrikanische Arten gerechnet. Die zweite Art, *Penianthus longifolius* Miers, ist im männlichen Geschlecht apopetal. Die zu beschreibenden ♂ Blüten von *P. zenkeri* sind demgegenüber durch relativ große Petalen ausgezeichnet. Diese fleischigen Petalen, von denen 6—8 pro Blüte ausgebildet werden, haben deutliche Randwülste. Sie besitzen die Gestalt einer Speerspitze und sind durch eine auffallende Nervatur charakterisiert. Der kräftig entwickelte Medianus teilt sich kurz unterhalb der Spitze des Kronblattes, und die beiden so entstandenen Nerven ziehen in einem parallel zum Blattrand verlaufenden Bogen bis fast zur Basis des Blattes zurück (vgl. Abb. 48d).

Der Kelch besteht aus 3—4 äußeren Sepalen, die von außen nach innen größer werden und 3—4 inneren Sepalen, welche die Petalen etwas überragen. Alle Sepalen haben eine schwach verzweigte, offene Nervatur und sind auf der Dorsalseite sowie besonders am Rande behaart (Abb. 48a—c).

6. Nymphaeaceae s. l.

In der 12. Auflage von A. Englers Syllabus (1964) bilden die Nymphaeaceae s. l. zusammen mit den Ceratophyllaceae die Unterreihe Nymphaeineae der Ranunculales, die somit ausnahmslos aus Wasser- und Sumpfpflanzen besteht. Die Nymphaeaceae werden in 3 Unterfamilien — Cabomboideae, Nymphaeoideae und Nelumbonoideae — zerlegt, die von verschiedenen Autoren als eigene Familie betrachtet werden und z. T. sogar eigene Ordnungen bilden (vgl. Li 1955 und Takhtajan 1959, S. 185 f.). Wegen der deutlichen Anklänge an die Helobiae und wegen der Monokotylie vieler Arten

wollen manche Autoren die Nymphaeaceae s. l. zu den Monokotyledonen stellen (u. a. Guttenberg & Müller-Schröder 1958 und Zimmermann 1963).

Die *Cabomboideae*

setzen sich aus der monotypischen Gattung *Brasenia* und der Gattung *Cabomba* (mit 7 Arten) zusammen. Die Blüten beider Gattungen besitzen ein Perianth aus 2 trimeren Wirteln, die meist als Kelch und Krone unterschieden werden. Bei den *Cabomba*-Arten sind die Blätter der beiden Wirtel von stark unterschiedlicher Gestalt. Die Sepalen sind oval. Die Form der genagelten Petalen dagegen erinnert an die Staubblattgestalt (vgl. Mattfeld 1938, S. 104, Abb. 5: Petalum von *C. aquatica*). An verschieden alten Blütenanlagen von *Cabomba caroliniana* Gray konnte außerdem beobachtet werden, daß die Entwicklung der Petalen gegenüber derjenigen der Sepalen und Stamina stark verzögert ist.

Brasenia, Abb. 49

Im Gegensatz dazu sind die 6 Perianthblätter von *Brasenia schreberi* T. F. Gmel. einander sehr ähnlich (vgl. Abb. 49). Weder in Form und Farbe (rötlich-braun) noch in Innervierung und Nervatur sind wesentliche Unterschiede ausgebildet. Sie sind deshalb besser als Tepalen zu bezeichnen (vgl. Steward, Dennis & Gilkey 1963, S. 142). Die in Abb. 49 wiedergegebenen Tepalen stammen von Material aus dem Botanischen Garten in Berlin-Dahlem. Daneben konnte noch Herbarmaterial aus Afrika zum Vergleich herangezogen werden (Uganda, Masaka District, 1140 m, 6. 10. 53, leg. R. B. Drummond and J. H. Hemsley, nr. 4628). Die Größenunterschiede zwischen den Tepalen des äußeren und des inneren Wirtels waren hier noch geringer, die Unterschiede in der Nervatur dagegen etwas größer. Während die äußeren Tepalen am Grunde 9nervig waren, besaßen die inneren Tepalen an der Basis nur 5 Nerven. Sämtliche Nerven eines Perianthblattes gehen auf einen Blattspurstrang zurück (vgl. Abb. 49).

Wie aus der Präparation einiger jüngerer Knospen hervorging, zeigen die inneren Tepalen k e i n e Entwicklungsverzögerung. Die morphologische Gleichwertigkeit beider Perianthkreise von *Brasenia* dürfte damit erwiesen sein.

Nymphaeoideae

Zu der zweiten Unterfamilie gehören 3 Tribus mit insgesamt 5 Gattungen (Buchheim 1964). Von 3 Gattungen konnten Vertreter untersucht werden. In der Gattung

Nuphar, Taf. 24, Fig. 18,

ist die Abgrenzung der Arten umstritten. Während die meisten Autoren zwischen 7 und 20 Arten unterscheiden, spricht Beal (1956) von nur einer polymorphen Art in Europa und Nordamerika, die er dann allerdings in 9 Unter-

arten aufteilt. Die Zahl der Perianthblätter ist bei dieser Sammelart, *Nuphar luteum* (L.) Sm., sehr schwankend. Beal (S. 320) gibt an: „Sepals 5—14, greenish, yellow- or red-tinged, persistent. Petals numerous, thick and oblong to thin and spatulate, often emarginate." Am häufigsten ist der Kelch fünfzählig. An den Pflanzen, die im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem kultiviert werden, wurden wiederholt Blüten mit 4 Sepalen beobachtet. In der Krone tritt die Zahl 13 besonders oft auf. Die Häufigkeit dieser Zahlen läßt eine schraubige Anordnung nach der Limitdivergenz von 137½° vermuten. Nach Eichler (1878, S. 182) stehen die Petalen in einer $^5/_{13}$Spirale.

Die Sepalen sind stets corollinisch und größer als die fleischigen Petalen, die auf der Dorsalseite Drüsengewebe besitzen. Ein besonders gestaltetes Nektarium ist nicht zu beobachten. Der Übergang von den Petalen zu den Stamina ist gleitend. Während die äußeren Petalen relativ groß und im oberen Teil deutlich verbreitert sind, weichen die inneren Petalen nur wenig von der Form der Stamina ab, und die innersten zeigen nicht selten rudimentäre Theken (vgl. Troll 1957, Abb. 25, S. 30).

Die enge morphologische Verwandtschaft der Petalen mit den Stamina kommt auch in der Entwicklungsgeschichte zum Ausdruck. Wenn die Sepalen bereits eine beträchtliche Größe erreicht haben, sind die Anlagen der Petalen und Stamina, die schnell hintereinander an dem stark gewölbten Blütenkegel entstanden sind, noch sehr klein (vgl. Fig. 18). Bei der Innervierung sind keine grundlegenden Unterschiede zwischen Sepalen und Petalen zu beobachten. Beide Perianthblatt-Typen werden durch ein Leitbündel versorgt. Bei den Sepalen erfolgt die Verzweigung nur etwas früher als bei den Petalen (Moseley 1963).

Die Blüten der Nymphaeeae — *Nymphaea, Euryale* und *Victoria* — sind durch einen vierzähligen Kelch gekennzeichnet (Tetrasepaleae!). Diese vier Sepalen zeigen außergewöhnliche Deckungsverhältnisse: Das median-vordere Blatt deckt normalerweise die vorderen Ränder der seitlichen Sepalen. Das median-hintere Sepalum dagegen steht ganz innen, wird also an beiden Seiten von den zwei transversal stehenden Blättern gedeckt. Caspary (1891) deutet das außenstehende, median-vordere Kelchblatt als das rekauleszent verschobene Tragblatt der Blüte, die beiden seitlichen Sepalen als die Vorblätter und das median-hintere als das einzige echte Sepalum. (Vgl. auch die eingehende Diskussion dieser Frage bei Eichler 1878, S. 184 f.)

Es ist nicht möglich, im Rahmen dieser Arbeit auf die umstrittenen Deutungen der meist extraaxilären Verzweigung der Nymphaeeae einzugehen. Es sei nur auf einige neuere Arbeiten zu diesem Thema hingewiesen: Cutter 1957 a, 1957 b, 1958, 1959 und Chassat 1962.

3 Arten der Gruppe konnten untersucht werden. Dieses waren neben der einheimischen *Nymphaea alba* L. die beiden aus dem tropischen Südamerika stammenden *Victoria*-Arten, die im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem regelmäßig kultiviert werden.

Nymphaea alba L., Abb. 51, Taf. 24, Fig. 19—23

Die *Nymphaea*-Arten besitzen in der Regel den bereits beschriebenen tetrameren Kelch. Auf die 4 Sepalen folgen — zunächst in wirteliger, dann aber in schraubige Anordnung übergehend — zahlreiche Petalen. Bei *N. alba* wurden bis zu 23 Petalen gezählt. Der Übergang zu den ebenfalls sehr zahlreich ausgebildeten Stamina wird meist als ein gleitender beschrieben, was in der vollausgebildeten Blüte auch tatsächlich der Fall ist. Dieser gleitende Übergang von den Petalen zu den Stamina in den *Nymphaea*blüten gilt als klassisches Beispiel, „welches die Verwandlung von Staubblättern in Kronblätter illustriert." (Takhtajan 1959, S. 80). Und zwar soll in diesem Fall die Kronblattbildung durch Verbreiterung des Filamentes bewirkt werden (vgl. Troll 1928, S. 202 f.).

Die Präparation jüngerer Blütenknospen lehrte jedoch, daß der Übergang nicht regelmäßig gleitend ist. In Abb. 51 sind einige junge Blattorgane einer ca. 1 cm langen Knospe abgebildet. Abb. 51a zeigt eines der äußersten Kronblätter, das an Größe nur wenig hinter den Sepalen zurücksteht. Ebenso sind die Form und die Nervatur, die natürlich noch nicht voll ausgebildet ist, kaum anders als bei den Sepalen. Der einzige deutliche Unterschied ist in der weit breiteren Basis der Sepalen zu finden. Die Petalenanlagen werden nach innen zu langsam kleiner. Abb. 51d gibt das jüngste Petalum der Knospe wieder. Im typischen Fall ist das darauf folgende erste Staubblatt, trotz weitgehender Übereinstimmung im unteren Teil, deutlich von den jüngsten Petalen abgehoben, da es weit schlanker und etwa doppelt so lang ist (Abb. 51h). Der Übergang zu der typischen Staubblattgestalt, wie sie bei den innersten Stamina anzutreffen ist, ist dann wieder gleitend (vgl. Abb. 51h—m). Nur in wenigen Blütenknospen fanden sich einzelne Zwischenformen, die entweder gestaltlich den Stamina entsprachen, aber keine Pollensäcke ausgebildet hatten (Abb. 51e), oder der Form nach mit jüngsten Petalen übereinstimmten, aber dafür mit ± gut entwickelten Theken versehen waren (Abb. 51f und g).

Die in der Literatur oft erwähnte enge morphologische Beziehung zwischen Krone und Androeceum bei der Gattung *Nymphaea* kann und soll hier nicht bestritten werden. Eine Wertung dieser Tatsache als eindeutigen Beweis für die staminale Herkunft der Petalen (im Gegensatz zu den brakteoiden Sepalen) ist jedoch abzulehnen, da die morphologischen Übereinstimmungen zwischen den äußeren Petalen und den Sepalen wenigstens ebenso groß sind. Čelakovský (1901) führt deshalb auch dieses Beispiel als Beweis für seine Ansicht von der staminalen Herkunft s ä m t l i c h e r Perianthblätter, der Sepalen und der Petalen, an.

An dieser Stelle sei noch erwähnt, daß die morphologische und phylogenetische Bewertung der blattartig-flachen Stamina, die in ähnlicher Form auch bei vielen Magnoliales auftreten, nicht einheitlich ist. Während die Mehrzahl der Autoren diese Staubblattformen als besonders ursprünglich ansehen

(u. a. Canright 1952, Moseley 1958 und Takhtajan 1959, S. 83), hält Leinfellner (1956) die breiten Stamina von *Nymphaea* und *Magnolia* für das Ergebnis sekundärer Veränderungen der typischen (fädigen) Staubblattgestalt.

Die Entwicklungsgeschichte der Blütenhülle zeigt wenig Übereinstimmung mit der bei *Nuphar,* wo die Petalen in jüngeren Stadien praktisch ein Bestandteil des Androeceums sind und sich stark von den Sepalen abheben (vgl. Fig. 18). Bei *Nymphaea alba* ist in der Petalenentwicklung eine Hemmung nicht zu beobachten. Die Blütenentwicklung sei durch einige Längsschnittbilder illustriert (Fig. 19—23). Fig. 19 zeigt den Längsschnitt eines sehr jungen Blütenkegels kurz nach Anlegung der ersten Petalen. Es sind 2 Tunica-Schichten ausgebildet. Die breite, hochgewölbte und oben abgeflachte Form erinnert noch etwas an die Blütenanlage von *Nuphar.* Durch ein ausgeprägtes primäres Dickenwachstum (medulläre Form) kommt es zunächst zu einer Ringwallbildung (Fig. 20) und schließlich sogar zu einer kraterartigen Aufwölbung der organogenen Zone des Blütenmeristems (Fig. 21 und 22). Die medulläre Form des primären Dickenwachstums ist an den bogenförmig in die Wände der Meristemgrube aufsteigenden Zellreihen des Markgewebes deutlich zu erkennen. Die weitere Vertiefung der Grube wird außerdem durch die erhöhte Teilungsaktivität des in der Grubenwandung ausgebildeten „interkalaren Meristemgürtels" (vgl. Rauh & Reznik 1951) bewirkt. Nach der Einleitung der Karpelldifferenzierung, die an den steilen Wänden der Scheitelgrube erfolgt, wächst das bis dahin wenig aktive Scheitelmeristem zu einem zunächst kräftigen Gewebezapfen aus, der in der voll ausgebildeten Blüte jedoch nur schwach hervortritt (Fig. 23).

Die Glieder der Blütenhülle werden — ihrer akropetalen Anlage entsprechend — nach innen zu allmählich kleiner. Die Grenze zwischen Krone und Androeceum ist an der Stelle zu suchen, wo die Anlagen der Blattorgane plötzlich wieder größer werden (Fig. 23, linke Seite). Die jüngsten Petalenanlagen sind also auch hier kleiner als die ältesten Staubblattanlagen, ebenso wie es für die präparierten älteren Blütenknospen beschrieben wurde.

Die Innervierung der Sepalen und Petalen erfolgt durch je ein Leitbündel, das von dem im unteren Teil des Receptaculums ausgebildeten Bündelknäuel (vgl. Fig. 21 u. 23) ausgeht, welches von Moseley (1961, S. 239) als „receptacular vascular plexus" bezeichnet wird. Der zu einem Sepalum ziehende Blattspurstrang verzweigt sich meist noch vor Eintritt in das Blatt in 3 Hauptäste. Die Verzweigung der Petalenbündel erfolgt später.

Victoria, Abb. 50

Die in den Blütenknospen von *Nymphaea alba* zu beobachtende Kluft zwischen den Petalen und Stamina ist in den großen Blüten (Durchmesser 20—40 cm) der beiden *Victoria*-Arten, *V. amazonica* (Poepp.) Sowerby (= *V. regia* Lindl.) und *V. cruziana* D'Orbigny, noch tiefer ausgebildet.

In Abb. 50 sind Phyllome einer Blütenknospe zu sehen, die das deutlich zeigen. Die 4 Sepalen sind in der gleichen Weise angeordnet wie bei *Nymphaea*, ebenso ist das Verhältnis zwischen den Sepalen und den äußeren Petalen das gleiche. Die Sepalen von *V. amazonica* sind allerdings auf der Außenseite mit vielen kräftigen Stacheln besetzt. Die Petalen der hoch polymeren Krone (bis über 60 Petalen) werden langsam kleiner. Abb. 50a stellt das innerste Petalum dar. Hierauf folgt eine Anzahl bedeutend kleinerer Staminodien (Abb. 50b), die allmählich zu der typischen Staubblattgestalt überleiten (Abb. 50c und d). Zu der gestaltlichen Differenz zwischen den beiden Phyllomkategorien kommt noch ein ausgeprägter Unterschied in der Textur. Während das Gewebe der dünnen Petalen mit vielen Interzellularräumen durchsetzt ist und daher einen schwammartigen Eindruck erweckt, sind die relativ dicken Staminodien von fleischig-knorpeliger Beschaffenheit. Auf diese Erscheinung wurde schon von Moseley (1958, S. 15) hingewiesen: „Although the transition centrifugally from the inner linear stamens to the outer subulate stamens and staminodia is gradual, the transition from the staminodia to the thin, broader petals is abrupt with no intermediate forms. There is no close resemblance between the petals and the stamens."

Die Ontogenie der Blüten ist bei beiden *Victoria*-Arten identisch und außerdem der Blütenentwicklung von *Nymphaea* sehr ähnlich. Die jungen Petalen heben sich im Längsschnitt kaum von den Sepalen ab, zum Blüteninneren hin werden sie allmählich kleiner. Etwa an der höchsten Stelle des Randes der Scheitelgrube treten plötzlich — in absteigender Folge — kleinere Anlagen auf: der morphologische Sprung zwischen den innersten Petalen und den Staminodien ist also schon früh scharf ausgeprägt.

Nelumbonoideae

Die vielblättrige Blütenhülle der Nelumbonoideae konnte nicht untersucht werden. Der Übergang vom Kelch zur Krone ist hier ausgesprochen gleitend. Ebenso finden sich in den Blüten Stamina mit breitem, petaloidem Filament. Nach Takhtajan (1959, S. 81) sind die morphologischen Beziehungen zwischen den Sepalen und Petalen so eng, daß eine staminale Herkunft der Petalen wenig wahrscheinlich ist.

Zusammenfassung

Von den 3 Unterfamilien der Nymphaeaceae s. l. konnten nur die Nymphaeoideae eingehender untersucht werden. Bei der Gattung *Nymphaea* bestehen ± gleitende Übergänge zwischen Sepalen, Petalen und Stamina. Das ist jedoch weniger ein Beweis für die staminale Herkunft der Petalen, als ein Beleg für die Blattnatur der Stamina (vgl. Troll 1959, S. 854 f.).

Bei den *Victoria*-Arten ist zwischen der Krone und dem durch Staminodien eingeleiteten Androeceum regelmäßig ein ausgeprägter morphologischer

Sprung zu beobachten. Im Laufe der Entwicklung bleiben die Petalen nicht hinter den Sepalen zurück. Bei *Nymphaea* ist jedoch auffällig, daß die innersten Petalen in der Knospe — ähnlich wie die Staminodien bei *Victoria* — deutlich kleiner sind als die äußersten Stamina.

Die Innervierung ist bei den beiden Blattformen der Blütenhülle nicht wesentlich verschieden. Alle Merkmale sprechen also für die morphologische Gleichwertigkeit der Sepalen und Petalen in dieser Gruppe.

Die gleiche Feststellung gilt auch für die Blütenhülle der einzigen Art der Gattung *Brasenia,* die zu den Cabomboideae gehört. *Cabomba* dagegen besitz eine scharf differenzierte, heterogene Blütenhülle.

MAGNOLIALES

Einige der zu den Magnoliales gerechneten Familien werden von vielen Autoren als die Angiospermen mit den meisten ursprünglichen Merkmalen angesehen (vgl. Teil I, S. 365). Wegen der vorwiegend tropischen Verbreitung der Vertreter dieser Ordnung ist die Beschaffung größerer Materialmengen jedoch leider sehr schwierig, und so konnten nur an wenigen Arten einiger Familien eigene Untersuchungen durchgeführt werden. Entwicklungsgeschichtlich-histogenetische Untersuchungen waren auch an den in Mitteleuropa kultivierten Arten nur in geringem Umfang möglich, da es sich dabei — wie bei allen Magnoliales — um Holzgewächse mit (meist) Einzelblüten handelt. Zur Vervollständigung der notgedrungen lückenhaften Darstellung der Perianthverhältnisse bei den Magnoliales wurde die z. T. ausführliche taxonomische und morphologische Literatur mit ausgewertet.

1. Magnoliaceae

Die Magnoliaceae umfassen 10 Gattungen mit über 200 Arten (Buchheim 1964). In älteren Systemen wurden noch einige Gruppen, die heute als eigene Familien abgetrennt werden, eingeschlossen.

Das Perianth der meist zwittrigen Blüten besteht aus großen und gefärbten Blättern. Es treten 6 bis zahlreiche Hüllblätter auf. Sind 6 oder 9 Blätter vorhanden, so sind sie in 2 bzw. 3 trimeren Kreisen angeordnet, bei erhöhter Organzahl stehen sie schraubig. Androeceum und Gynoeceum sind immer azyklisch.

Vor einer eingehenden Erörterung der Stellungsverhältnisse muß noch die Frage diskutiert werden, ob man bei den Magnoliaceae von einer doppelten Blütenhülle sprechen kann oder muß. Die Ansichten darüber gehen auseinander. Viele Autoren sprachen sich für die morphologische Gleichwertigkeit aller Blütenhüllblätter der Magnoliaceae aus, und nach Ansicht der meisten Autoren sind die Perianthteile aus Hochblättern entstanden bzw. sind diesen homolog. So z. B. Baillon 1871, S. 130 („Moreover, the nature of the pieces

of the perianth is shown by these facts; they are leaves reduced to the basilar portion."); DIELS 1942/50, S. 365; OZENDA 1949, S. 152; TAKHTAJAN 1959, S. 81 und EAMES 1961, S. 389. Nur ČELAKOVSKÝ (1901) und NĚMEJC (1956) glauben an eine staminale Herkunft des gesamten Perianths der Magnoliaceae und aller verwandten Familien. Im Hinblick auf die allgemein anerkannte Auffassung von der Homonomie aller Perianthblätter verliert der Streit, ob es sich um eine homoiochlamydeische oder eine heterochlamydeische Blütenhülle handelt, an Bedeutung. EICHLER (l. c.) spricht bei *Magnolia* meist von Kelch und Krone. BAILLON (1871) verwendet die gleiche Nomenklatur, schreibt dann jedoch in einer Fußnote (S. 130): „It would no doubt be more correct to say that in M.(agnolia) grandiflora L., the perianth is triple, and that the leaves of the two inner whorls are usually more petaloid when adult than those of the outer one." PRANTL (1891, S. 14) spricht sich ausdrücklich gegen eine Unterscheidung von Kelch und Krone aus. SKVORTZOVA (1958) faßt die Blütenhülle von *Magnolia grandiflora* — insbesondere auf Grund der verschiedenen Insertionsbreite und anatomischer Merkmale — wieder als eine in Kelch und Krone gegliederte auf.

Die meisten Autoren sehen die mehr oder weniger scharfe Differenzierung der Blütenhülle bei einigen *Magnolia*-Arten und bei *Liriodendron* als ein abgeleitetes Merkmal an (u. a. EAMES 1961 und BUCHHEIM 1964). Einige Autoren dagegen halten die umgekehrte Entwicklung für möglich und wahrscheinlich, d. h. sie halten die Ähnlichkeit zwischen Sepalen und Petalen für eine sekundäre Erscheinung (TAKHTAJAN 1959, S. 82 und NELSON 1954). Die Angaben von HUTCHINSON (1959, Bd. I, S. 123: „sepals and petals often similar") bei der Beschreibung der Magnoliaceae sind eventuell auch in diesem Sinne aufzufassen. Aus den Ausführungen TAKHTAJANS ist leider nicht klar zu entnehmen, ob er die möglicherweise ursprünglich scharf differenzierte Blütenhülle als heterogen ansieht. Die Auffassung von der sekundären Annäherung des Kelches an die Krone wird von NELSON (1954) an Hand mehrerer Fälle (*Anemone, Paeonia* u. a.) erläutert. Diese Theorie scheint mir jedoch unnötig kompliziert und deshalb überflüssig zu sein, außerdem fehlt jeder objektive Beweis dafür.

Die Blütenhülle der Magnoliaceae ist also in den meisten Fällen als Perigon anzusprechen. Nur bei einzelnen Arten ist eine deutliche Differenzierung in Kelch und Krone zu beobachten (z. B. bei *Liriodendron*).

Magnolia, Abb. 52 und 54; *Michelia,* Abb. 53

Obwohl die Tepalen meist in trimeren Wirteln angeordnet sind, ist das Perianth der Magnoliaceae doch als primär azyklisch zu betrachten. Die Tendenz zur Wirteligkeit ist aber auch bei den polymeren Blütenhüllen deutlich ausgeprägt. Das äußert sich besonders in der ± zyklischen Anordnung der äußeren Tepalen sowie in der Tatsache, daß ein einheitlicher Divergenzwinkel nicht feststellbar ist. (Untersucht wurden *Magnolia stellata* (SIEB. et ZUCC.)

Maxim. mit 15—17 Tepalen und *Michelia champaca* L. mit 10—16 Tepalen.) Auf der anderen Seite ist die für echte Wirtel typische Äquidistanz der einzelnen Glieder bei den Arten mit hemizyklischen Blüten häufig nicht eingehalten (z. B. *Magnolia acuminata* L., *M. kobus* DC. und *Michelia figo* (Lour.) Spreng.). Skvortzova (1958) beschreibt die meist als zyklisch angesehene Blütenhülle von *Magnolia grandiflora* als schraubig, ohne jedoch die notwendigen Beweise dafür zu erbringen. Tucker (1960) untersuchte die Blütenentwicklung von *Michelia figo* (= *M. fuscata* Bl.) und stellte eine schraubige Anlegung der später 2 trimere Wirtel bildenden Tepalen fest. Sie schreibt (S. 269): „The 6 perianth parts are initiated successively, although they form 2 tiers. The 3 members of each tier differ slightly from one another in time of initiation. They form in spiral acropetal succession, with an average angle of divergence of 130° (rang: 125°—135°) for all 6."

Die Gestalt der Perianthblätter bei *Magnolia* und *Michelia* ist oft einheitlich. Sie sind häufig sehr groß und ± fleischig. Unterschiede in der Insertionsbreite sind nicht selten. Die breiteren Basen der 3 äußeren Blütenhüllblätter nehmen meist den gesamten Umfang der Blütenachse ein. Bei mehreren Arten sind die Blätter des äußeren Perianthwirtels außerordentlich klein und grünlich (z. B. bei *Magnolia acuminata* und *M. liliiflora*) und werden deshalb meist als Sepalen bezeichnet. Bei *Magnolia grandiflora* dagegen sind die sogenannten Sepalen etwas größer als die inneren Perianthblätter. Ebenso heben sich die Sepalen von *Liriodendron* weniger durch die Größe als durch Form und Farbe von den Petalen ab. Bei *Magnolia kobus* sind regelmäßig Übergangsformen zwischen den kleinen „Sepalen", wie man sie ähnlich bei *M. acuminata* antrifft, und den großen farbigen „Petalen" zu beobachten: 2 der äußeren Tepalen entsprechen ganz den Sepalen von *M. acuminata*, das dritte Tepalum dagegen steht in der Größenordnung zwischen diesen und den großen inneren Tepalen.

Das Perianth zeigt bei den Magnoliaceae normalerweise weder zu den Hochblättern noch zu den Stamina gleitende Übergänge. Die letzten unter den Blüten stehenden Blattorgane sind ein oder mehrere tutenförmige vaginale Hochblätter, deren Spreite meist abortiert ist. Sie umschließen die Blüten völlig. In der Regel fallen diese Hochblätter schon vor der Anthese ab. Bei manchen Arten bleiben sie stehen, weshalb sie früher oft als Sepalen bezeichnet wurden.

Die Stamina sind zwar häufig blattartig (vgl. Canright 1952), sie sind aber doch stets sehr viel kleiner als die Perianthblätter. Bei meinen Untersuchungen fand ich an 2 Arten Phyllome, welche die große Kluft zwischen den Perianth- und Staubblättern etwas überbrückten. An den im Botanischen Garten in Berlin-Dahlem kultivierten Exemplaren von *Magnolia stellata* fanden sich in ca. 10% der Blüten einzelne, auffallend große Stamina. Abb. 52b und c zeigt 2 der Staubblätter, die in Größe und Nervatur zwischen Androeceum und Perianth vermitteln. Die typischen Staubblätter (Abb. 52d) besitzen einen kräftigen Mittelnerv, der nahe der Basis 2 zarte Seitennerven abgibt. In dem kur-

zen Fortsatz des relativ breiten Konnektivs sind meist noch 2 weitere kurze Seitennerven ausgebildet. Die Übergangsgebilde sind doppelt so lang und bedeutend breiter als die typischen Stamina. Die Verbreiterung ist nicht nur auf den unteren Abschnitt beschränkt. Das Konnektiv verbreitert sich im gleichen Maße. Teilweise sind nur auf einer Seite Pollensäcke ausgebildet (vgl. Abb. 52b). Die Nervatur ist erheblich reicher als die der normalen Stamina. Am Grunde treten 3 Nerven in das Blatt ein. Die Seitennerven sind nur schwach verzweigt und enden unterhalb der Theken. Der obere Teil des Blattes wird von dem Medianus und der von diesem ausgehenden fiederigen Nervatur beherrscht. In die inneren Tepalen, die etwa 5 cm lang sind (die Übergangsformen erreichen eine Länge von 1,2 cm), treten an der nur wenig breiteren Basis meist 5 Nerven ein (Abb. 52a). Während sich der etwas kräftigere Mittelnerv im unteren Teil des Tepalums nur wenig verzweigt, wird die obere Hälfte weitgehend von den Abzweigungen dieses Nervs innerviert. Im unteren Teil ist ein vorwiegend von den Seitennerven ausgehendes geschlossenes Nervaturnetz entwickelt. Die Nervatur der Tepalen stimmt also im Prinzip mit der Nervatur der halbverlaubten Stamina überein. Das Gewebe aller beschriebenen Blattformen enthält viele Ölzellen.

Michelia champaca L. ist ein im tropischen Asien oft kultivierter Baum. Das Perianth ist, wie bereits erwähnt, polymer. Es stand mir fixiertes Material aus Indien und von Java (leg. S. H. Koorders) zur Verfügung. Die Tepalen sind in der unteren Hälfte so stark verschmälert, daß sie als genagelt bezeichnet werden können. Die äußeren Tepalen erreichen eine Länge von ca. 30 mm, ihre maximale Breite beträgt etwa 10—12 mm. An ihrer Basis wurden 8 Nerven gezählt. Zum Blüteninneren hin werden die Tepalen langsam kleiner. Die innersten Tepalen sind nur wenig größer als die Stamina. Abb. 53 zeigt einige Phyllome einer kurz vor der Anthese stehenden Blütenknospe, in der das innerste Tepalum besonders klein war (Abb. 53a). Die Nervatur dieses 14 mm langen Tepalums besteht aus 5 parallel verlaufenden Nerven. Die Interkostalfelder werden durch ein dichtes Nervaturnetz ausgefüllt. Erst im oberen Drittel des Blattes treten die Abzweigungen des Medianus stärker hervor, ähnlich wie bei *Magnolia stellata*. Im unteren Teil ist die Nervatur kaum ärmer als bei den mittleren Tepalen, in die ebenfalls nur 5 (—3) Leitbündel eintreten (vgl. Abb. 53b). Die äußeren Stamina (Abb. 53c) erreichen nicht selten die Größe der innersten Tepalen und stellen so die Verbindung zu den typischen, einnervigen Stamina (Abb. 53d) her. Formen mit rudimentären Pollensäcken konnten jedoch nicht beobachtet werden.

Das Gewebe der Tepalen und der Stamina ist mit vielen Ölzellen durchsetzt. Im Tepalengewebe finden sich außerdem große Mengen von länglichgezackten bis morgensternartigen Idioblasten, die auch im Filament der Stamina vereinzelt auftreten.

Staminodien und außenmorphologisch sichtbare Nektarien sind von den Magnoliaceae nicht bekannt. In einigen seltenen Fällen sollen die inneren Pe-

rianthblätter nahe ihrer Basis Nektar erzeugen. Nektarsekretion wird angegeben für *Talauma* und *Magnolia coco* (Brown 1938), *Magnolia macrophylla* Michx. (Müller 1893) und *Liriodendron tulipifera* L. (Müller 1893 und Kaeiser & Boyce 1962). Daumann (1930) untersuchte die Blüten von *Magnolia* × *soulangiana* und *M. denudata,* stellte aber nur Guttation auf der Innenseite der Perianthblätter fest, die kurz vor der Anthese erfolgt. Er wies geringe Nektarsekretion der Karpelle nach.

Die Innervierung der Perianthblätter wurde auch an einigen Arten untersucht. Zunächst soll die Leitbündelanatomie der Blütenhülle von *Magnolia acuminata* beschrieben werden (Abb. 54). Bei dieser Art ist, wie bereits erwähnt, der äußere der 3 Perianthwirtel klein und sepaloid ausgebildet. Im Blütenstiel finden sich 2 konzentrische Leitbündelringe (vgl. Abb. 54a), wie es für die Magnoliaceae typisch ist (Ozenda 1949). Die zentrale Stele besteht aus 6 kräftigen Leitbündeln, die etwa gleichmäßig auf den Kreisumfang verteilt sind. Die Lücken zwischen diesen Bündeln werden durch jeweils 2—4 schwächere Leitbündel ausgefüllt, so daß ein sehr dichter Bündelring entsteht. Außerhalb der Stele ist ein zweiter, kortikaler Bündelring ausgebildet, der sich aus ca. 10 kräftigen Leitbündeln zusammensetzt. Zwischen den einzelnen Bündeln sind weit größere Abstände als zwischen denen der Zentralstele. Die letzte, direkt unter dem Perianth stehende Stipelhülle wird ausschließlich von Abzweigungen des kortikalen Bündelringes innerviert. Vor der Abzweigung der Blattspurstränge treten fast sämtliche Bündel des kortikalen Systems miteinander in Verbindung (Abb. 54b).

Die Blattspurstränge der 3 Sepalen, von denen regelmäßig 2 seitlich von der Mediane der obersten Stipelhülle und 1 vor der Verwachsungsnaht dieser Hülle — d. h. also der Mediane gegenüber — stehen, gehen ebenfalls ausschließlich von dem kortikalen Bündelring aus (vgl. Abb. 54c und d, Bündel mit punktiertem Phloem). Dessen Leitbündel haben sich zuvor gedreht, so daß das Xylem nach außen orientiert ist. Nach der Abzweigung der Spurstränge der Sepalen, der wiederum eine Kommunikation fast aller Bündel des kortikalen Leitsystems vorausgeht, wird bei 3 relativ kräftigen Bündeln die normale Orientierung mit dem Xylem auf der Innenseite wiederhergestellt (Abb. 54e, Bündel mit gestreiftem Phloem). Diese drei Leitbündel des kortikalen Bündelringes alternieren mit den Mittelnerven der Sepalen und stehen außerdem vor den Lücken zwischen je 2 der 6 Hauptbündel der Zentralstele. In Alternation mit diesen 3 Bündeln fallen 3 weitere Bündel des kortikalen Systems auf. Es handelt sich um die Fortsetzung der Leitbündel, von denen der Medianus der Sepalen abzweigte (Phloem punktiert). Von diesen 6 Leitbündeln des kortikalen Bündelringes gehen nun in verschiedener Höhe die Mediani der 6 Petalen aus (Abb. 54e). Gleichzeitig verzweigen sich die mit diesen alternierenden 6 Hauptbündel der Zentralstele und beteiligen sich maßgeblich an der Innervierung der 6 Petalen. Anastomosenbildung zwischen den von der Zentralstele

ausgehenden Blattspursträngen und den Bündeln des kortikalen Systems sind die Regel. Letztere gehen in der Versorgung der Petalen weitgehend auf.

Im Bereich des Androeceums wird das kortikale Bündelsystem deshalb vorwiegend von den Abkömmlingen der 6 Hauptbündel der Zentralstele gebildet. Die Zentralstele besteht hier aus den im Zentrum verbleibenden Zwischenbündeln. Die Stamina werden (mit seltenen Ausnahmen) nur von dem neugebildeten kortikalen Bündelring aus versorgt.

Bei einigen zum Vergleich herangezogenen Arten ist die Leitbündelversorgung der Perianthblätter im Prinzip gleich: Die ersten 3—4 Tepalen des ± schraubigen Perigons von *Magnolia stellata* werden auch nur von dem kortikalen Bündelring aus versorgt (vgl. auch die Beschreibung der Blütenanatomie dieser Art bei Melville 1963, S. 10 ff.). Dasselbe gilt für die drei äußeren Tepalen der Art *Magnolia denudata,* bei der das Perigon aus 3+3+3 etwa gleich großen Tepalen zusammengesetzt ist.

Abweichend sind die Verhältnisse bei den beiden untersuchten *Michelia*-Arten. Sowohl bei der vielblättrigen Blütenhülle von *M. champaca* als auch bei dem nur 6 Tepalen zählenden Perianth von *M. figo* sind die Leitbündel der Zentralstele an der Innervierung der äußeren Tepalen beteiligt.

Michelia figo ist eine der wenigen Magnoliaceen-Arten mit nur 6 Tepalen. Meine Untersuchungen bestätigten, daß das von Baillon (1871, S. 135, Fig. 174) entworfene Blütendiagramm der Art richtig ist. Eichler (1878, S. 149) hatte dieses für falsch gehalten, da die 6 Tepalen hier in der Stellung den 6 inneren Perianthblättern des von ihm entworfenen Diagramms von *Magnolia grandiflora* entsprachen (S. 148, Fig. 57 A), er aber einen Ausfall des inneren Perianthkreises für wahrscheinlicher hielt. Das Diagramm Eichlers ist jedoch nicht für alle *Magnolia*-Arten zutreffend. Bei *M. acuminata* beispielsweise zeigen die äußeren beiden Perianthwirtel (in Beziehung auf die letzte Hochblatthülle) genau die gleichen Stellungsverhältnisse wie die 6 Tepalen von *Michelia figo,* wodurch der Einwand Eichlers entkräftet wird.

Die Entwicklungsgeschichte konnte — wie schon erwähnt — bei keiner Art durchgehend verfolgt werden. Die Präparation einiger jüngerer Blütenknospen von *Magnolia acuminata* und *M. stellata* sowie die bei Ozenda (1949, Pl. II, Photo 4) und Grégoire (1938, Pl. VI, Fig. 72 und 73) abgebildeten Längsschnitte junger Blütenanlagen zeigen, daß die Entwicklung der Perianthblätter ohne jede Verzögerung erfolgt. Die Anlagen der Blütenhüllblätter sind schon sehr früh bedeutend größer als die Staubblattanlagen. Somit spricht die Ontogenie des Perianths für die Ansicht von Ozenda, Eames und vieler anderer Autoren, wonach bei den Magnoliaceae alle Blütenhüllblätter morphologisch gleichwertig, d. h. homonom sind und sich von Hochblättern herleiten.

2. Winteraceae

Die Familie umfaßt 6 Gattungen, die von Prantl (1891) z. T. in die Magnoliaceae gestellt wurden. Heute ist der Familienrang der Gruppe allge-

mein anerkannt. Sie besteht aus etwa 95 Arten holziger Pflanzen, die in den tropischen und subtropischen Gebieten der Alten und der Neuen Welt verbreitet sind. Sämtliche Arten sind durch tracheenloses Sekundärholz ausgezeichnet.

Die Blütenhülle ist ausgeprägt heterochlamydeisch. Weitere typische Blütenmerkmale der Familie sind Gamosepalie und Polypetalie. In der Corolle ist allerdings eine Reduktionstendenz zu beobachten, die z. T. zu einer Verminderung bis auf 2 oder sogar 0 Petalen führt. Eine Sektion der Gattung *Drimys* (Sek. *Tasmannia*) ist durch Eingeschlechtigkeit der Blüten charakterisiert.

Wegen der großen phylogenetischen Bedeutung der Winteraceae wurden in jüngerer Zeit wiederholt vergleichende Untersuchungen an einzelnen Vertretern oder der ganzen Familie durchgeführt, so u. a. von Smith (1943 a u. b), Nast (1944), Bailey & Nast (1945), Hotchkiss (1955), Tucker (1959) und Sampson (1964).

Drimys, Abb. 55

Material stand mir nur von 2 Arten der Gattung *Drimys* zur Verfügung. Besonders *Drimys winteri* J. R. et G. Forst. konnte eingehend untersucht werden. Die langgestielten Blüten stehen in komplexen Infloreszenzen und haben bei der Anthese einen Durchmesse von ca. 15—25 mm. Der Kelch ist kalyptraartig und zerreißt beim Aufbrechen der Knospen meist in 2 Teile. Wie die leitbündelanatomische Untersuchung zeigt, besteht der Kelch jedoch bei etwa $^2/_5$ der Blüten aus 3 Blättern. In einem Fall bestand der Kelch sogar aus 4 verschmolzenen Sepalen.

Normalerweise werden die Sepalen von je 3 Blattspursträngen versorgt (vgl. auch Nast 1944). Bei Dimerie stehen die beiden im Kelch verwachsenen Sepalen nach Art von Vorblättern in der Transversalebene. Das 3. Sepalum der trimeren Kelche steht abaxial-median. Baillon (1871, S. 155) fand bei sehr jungen Blütenknospen von *Drimys lanceolata* 2 oder 3 kurze, freie Sepalenanlagen. Im fertigen Zustand bildet der Kelch auch bei dieser Art einen geschlossenen Sack.

Die Anzahl der Petalen ist sehr variabel. Bei 25 untersuchten Blüten wurden 5—12 Kronblätter gefunden. Nach Smith (1943a) schwankt die Petalenzahl bei *D. winteri* (incl. 3 Varietäten) zwischen 4 und 14. Während Smith (1943 a) und Hutchinson (1959) die Blüten als durchgehend wirtelig beschreiben, werden sie von den meisten Autoren von der Krone ab als azyklisch aufgefaßt (Baillon 1871, S. 152; Eichler 1878, S. 150; Engler 1887 und Tucker 1959). Die eigenen Untersuchungen bestätigen die Ansicht der letzteren Autoren. Angaben über den in der Anordnung herrschenden Divergenzwinkel finden sich nur bei Eichler, der jedoch seine Unsicherheit in dieser Frage betont. Tucker (S. 297) bezeichnet die Anordnung der Blütenphyllome als „irregular spiral". Wie die eigene Untersuchung von 12 jungen Blütenknospen zeigte, ist die Phyllotaxis in den Blüten in der Tat relativ unregelmäßig. In einigen Blüten mit hoher Organzahl näherten sich die Mittelwerte der Divergenzwinkel

der Limitdivergenz der 1. Nebenreihe, die einem Winkel von 99½° entspricht (vgl. Hirmer 1931 und 1934). In ärmeren Blüten dagegen zeigten die Divergenzwinkel im Mittel eine Annäherung an den Wert der Limitdivergenz der Hauptreihe (137½°). Diese Divergenzwinkel gelten durchgehend für die Corolle, das Androeceum und das apokarpe Gynoeceum.

Die Petalen sind von länglich-ovaler Gestalt. Sie werden zum Blüteninneren hin allmählich kleiner. Die Insertionsfläche ist sehr schmal. Die Nervatur besteht in der Regel aus 3 schwach verzweigten Hauptnerven. Anastomosen sind sehr selten (vgl. Abb. 55a und b). Über die Innervierung der Kronblätter schreibt Nast (1944, S. 461): „All petals of the examined specimens of *Drimys* Section *Wintera* and most petals of those of *Drimys* Section *Tasmannia* have one trace." Die eigenen Untersuchungen ergaben für *D. winteri* — die Art gehört zu der Sektion *Drimys* (= *Wintera*) — etwas andere Ergebnisse. Während die Sepalen in den meisten Blüten eine trilakunäre Leitbündelversorgung zeigen, erfolgt die Innervierung der Petalen in der Regel nach dem unilakunären Typ (nur einmal wurde ein bilakunär-dreispuriges Petalum beobachtet). Die äußersten Petalen sind jedoch häufig 3spurig, d. h. die 3 Blattspurstränge zweigen schon von der Stele getrennt ab, und es treten dementsprechend 3 selbständige Leitbündel in das Blatt ein (Abb. 55b). Innerhalb der Krone einer Blüte finden sich daneben regelmäßig alle Übergänge bis zur eindeutigen Einspurigkeit (Abb. 55a). Dieser Übergang von 3spuriger zu 1spuriger Innervierung ist auch für andere Winteraceen-Gattungen typisch (vgl. Nast, l. c.).

In der überwiegenden Mehrzahl der Blüten von *Drimys winteri* ist — wie bei den *Magnolia*-Arten — eine tiefe Kluft zwischen der Corolle und dem Androeceum zu beobachten (vgl. Abb. 55 a, e und f). In einzelnen Fällen finden sich jedoch auch hier Zwischenformen, die in der Gestalt und der Nervatur ganz den inneren Petalen entsprechen, aber mit rudimentären Theken versehen sind (Abb. 55d). In der Höhe der Thekenreste zeigen diese Zwischenformen einen Knick (Abb. 55c), wodurch sie stark an die Gestalt nektarfertiler Petalen gewisser Ranunculaceae (z. B. *Nigella*) erinnern.

Die eingeschlechtigen Blüten von *Drimys lanceolata* (Poir.) Baill. (= *Tasmannia aromatica* R. Br. ex DC.) sind denen von *D. winteri* habituell sehr ähnlich. Mir standen einige männliche Blüten zur Verfügung. Der Kelch besteht aus 2 oder 3 verwachsenen Sepalen. Gestalt und Nervatur der Petalen stimmen auch prinzipiell mit den Verhältnissen bei *D. winteri* überein.

Die Entwicklungsgeschichte wurde an *D. winteri* untersucht. Sie entspricht völlig der von Tucker (1959) sehr eingehend beschriebenen Ontogenie der Blüte von *Drimys winteri* var. *chilensis*. Die Sepalen entwickeln sich sehr schnell und umhüllen den Vegetationskegel der Blüte schon, ehe sich die ersten Petalenprimordien vorwölben. Die Petalen wachsen nach ihrer Anlegung gleichmäßig weiter, und ihre Spitzen stoßen bereits vor der Differenzierung der Samenanlage über dem Scheitel der Blütenanlage zusam-

men (vgl. Tucker 1959, plate 29—32). Die Petalen zeigen zwar dem Kelch gegenüber eine leicht verzögerte Entwicklung, sie bleiben aber in der Größe nie hinter den Stamina zurück. Die Entwicklung der Blütenhülle folgt somit etwa dem für die Ranunculacee *Hepatica angulosa* beschriebenen Rhythmus (vgl. Abb. 15).

Die in stark schwankender Anzahl ausgebildeten Stamina (14—40) entwickeln sich an der schwach verlängerten Blütenachse normal zentripetal bzw. akropetal. Die Angabe von Eames (1961, S. 385), nach der die Entwicklung im Androeceum z e n t r i f u g a l sein soll, geht wahrscheinlich auf die Veröffentlichung von Hotchkiss (1955) zurück. Hotchkiss verfolgt jedoch nur die Ausbildung der Mikrosporen und nicht die erste Anlegung der Stamina. Die zentrifugale Entwicklung der Pollenkörner ist aber keineswegs von der Anlegungsfolge der Staubblätter abhängig. In vielen Blüten mit typisch zentripetalem Androeceum sind die untersten Stamina in der späteren Entwicklung gehemmt (beispielsweise bei *Hepatica angulosa*). Die zentrifugal entstandenen Stamina mancher *Paeonia*-Arten dagegen zeigen eine zentripetal fortschreitende Dehiszenz der Antheren (vgl. Hiepko 1965). Die Untersuchungen von Hotchkiss sind also kein Beweis für eine zentrifugale Entwicklung des Androeceums im Sinne von Corner (1946) (vgl. dazu auch Sampson 1964, S. 407).

Sampson untersuchte die Ontogenie und Morphologie der Blüten der neuseeländischen Gattung

Pseudowintera,

welche 3 Arten umfaßt. Besonders eingehend wurde *P. axillaris* (J. R. et G. Forst.) Dandy beschrieben. Der Kelch besteht hier aus 2 sukzedan angelegten Sepalen, die in ihrer weiteren Entwicklung gemeinsam wachsen. Sie entwickeln sich jedoch nicht zu einer Kalyptra, sondern bilden nur eine becherförmige Hülle, welche den Scheitel des floralen Vegetationskegels unbedeckt läßt. Die Sepalen werden in der Gattung durch 1, 3 oder 4 Bündel versorgt.

Die 4—8 Petalen sind schraubig angeordnet. Sie entwickeln sich schneller als die Kronblätter von *Drimys winteri* und umhüllen schon vor der Anlegung der Karpelle die ganze Knospe. Die beschleunigte Entwicklung der Petalen ist wahrscheinlich durch die unvollständige Ausbildung des Kelches bedingt. Das Androeceum entwickelt sich hier ebenfalls zentripetal.

Zusammenfassung

Die Blütenhülle der Winteraceae ist ausgeprägt heterochlamydeisch. Der oft dimere, synsepale Kelch entspricht der Stellung und Innervierung nach den Brakteolen der Blüten.

Die azyklische Corolle zeigt in ihrer Entwicklung sowie in der Leitbündelversorgung der äußeren Petalen eindeutige Hochblattmerkmale. In der Ontogenie und Anatomie der Blütenhülle sind Anklänge an die Ranunculaceen-Gattung *Hepatica* auffällig, bei der ein corollinisches Perigon mit Hoch-

blattcharakter durch ein sepaloides Hochblatt-Involukrum bereichert wird. Die Involukralblätter von *Hepatica* sind jedoch nur am Grunde leicht verwachsen, und außerdem ist zwischen Involukrum und Perigon ein deutliches Internodium ausgebildet. Trotz der Ähnlichkeit der Perianthbildungen bei *Drimys* und *Hepatica* sowie der im Prinzip einander entsprechenden Bauelemente liegt hier doch, wegen der relativ geringen Verwandtschaft beider Formen, keine Homologie vor, sondern eine homologe Konvergenz bzw. Homoiologie (vgl. Remane 1956, S. 83).

Vergleicht man die Blütenhülle der Winteraceae mit derjenigen der sicher näher verwandten Familie der Magnoliaceae, so spricht manches dafür, daß das ± differenzierte Perianth der Magnoliaceae eher nur der Corolle als dem gesamten Perianth der Winteraceae entspricht. Ein Verlust des verwachsenen Kelches von der für *Drimys* typischen Form, der ja den Vorblättern entspricht, wäre im Zusammenhang mit der Reduktion der Infloreszenzen bis auf Einzelblüten (vgl. Bailey & Nast 1945) durchaus denkbar. Schon bei den Einzelblüten der Winteraceen-Gattung *Zygogynum* ist der Kelch fast völlig abortiert (vgl. Baillon 1871, S. 156).

3. Annonaceae

Die Annonaceae sind mit ca. 2100 Arten die zweitgrößte Familie der Magnoliales, nach den Lauraceae. Ihre Vertreter sind pantropisch verbreitet, und nur wenige Arten stoßen bis in Gebiete mit gemäßigtem Klima vor.

Die fast ausnahmslos zwittrigen Blüten sind meistens hemizyklisch gebaut. Das wirtelige Perianth besteht im typischen Fall aus 3 Sepalen und 3+3 Petalen. Auf dem flachen bis konvexen Torus folgen meist zahlreiche, schraubig angeordnete Stamina und Karpelle. Die einzeln oder in sympodialen Infloreszenzen stehenden Blüten sind meist kleiner als die der Magnoliaceae. Sie sind stets mit einem adossierten Vorblatt versehen. Die Perianthblätter sind oft von fleischiger oder lederiger Beschaffenheit. Die Sepalen sind in der Regel klein und kürzer als die Petalen. Gamosepalie ist nicht selten.

Größe und Gestalt der Petalen sind sehr variabel. Die Petalen des äußeren und des inneren Kronwirtels sind meist unterschiedlich gestaltet. In der Gattung *Mitrephora* beispielsweise sind die äußeren Petalen oval und zugespitzt sowie mit breiter Basis inseriert. Die inneren Petalen dagegen sind fadenförmig und erweitern sich plötzlich im oberen Drittel zu einer ± dreieckigen Fläche. Diese Endabschnitte der 3 inneren Petalen sind miteinander verklebt und bilden oberhalb der Stamina und Karpelle eine Mütze. Über eine andere abweichende Ausbildung der Petalen schreibt Eichler (1878, S. 147): „Die äusseren Petala kommen mitunter ganz kelchartig vor, so dass man hier sehr wohl dem Kelche 2 Quirle, der Krone nur einen zuschreiben könnte (*Miliusa* und Verwandte) . . .“ (vgl. die Abbildung von *Miliusa indica* bei Baillon 1871, S. 235, Fig. 291). Dieses Beispiel wurde wiederholt als Hinweis auf die mor-

phologische Gleichwertigkeit von Kelch und Krone bei den Annonaceae gewertet; so u. a. von Čelakovský (1901, S. 4) und Baillon, der dazu schreibt (S. 236): „. . . all the external characters of these leaves (gemeint sind die äußeren Petalen von *Miliusa*) again show us how it is often impossible, not to say useless, to fix any absolute distinction between sepals and petals."

Bei einigen Gattungen tritt auch Sympetalie auf. Besonders ausgeprägt ist diese Erscheinung in der Gattung *Isolona,* wo die Corolle aus einer sechszipfligen Glocke besteht (vgl. Fries 1959, S. 169, Fig. 40).

Bei mehreren Annona-Arten sind die inneren Petalen sehr rudimentär oder fehlen sogar völlig.

Entgegen den Angaben von Eames (1961, S. 392) treten bei einigen Arten der Annonaceae Staminodien auf. In erster Linie ist hier *Fusaea longifolia* (Aubl.) Saff. zu nennen, bei der zahlreiche relativ ansehnliche Außenstaminodien auftreten (Abb. bei Baillon 1871, S. 199, Fig. 233). Die Staminodien sind erheblich länger und breiter als die Stamina, werden aber trotzdem genau wie diese durch einen unverzweigten Nerv innerviert. Einige *Anaxagorea*-Arten besitzen unscheinbare Innenstaminodien (vgl. Abb. 58h).

Die Innervierung der Perianthblätter wurde an 2 Arten untersucht. Nach Smith (1928) weichen die Sepalen und Petalen von *Asimina triloba* (L.) Dun. stark von denen der Ranunculaceae ab. Beide Blattformen werden durch zahlreiche Leitbündel versorgt. Die Lateralbündel der Petalen zweigen von einem kortikalen Bündelsystem ab. Eine Ableitung der Petalen von Stamina ist deshalb nicht möglich. Zu der gleichen Ansicht kam Ozenda (1949), der die Innervierung der Blütenhülle bei *Annona cherimolia* Mill. untersuchte.

Es sollen nun noch die Perianthverhältnisse einiger Arten beschrieben werden, von denen mir Material zugänglich war.

Polyalthia, Abb. 56 und 57,

ist mit 150 Arten eine der größten Gattungen der Annonaceae. Sie ist in den tropischen Gebieten der Alten Welt verbreitet. Von der Typus-Art, *P. longifolia* (Sonnerat) Thwaites, stand mir fixiertes Material voll ausgebildeter Blüten zur Verfügung, das in Indien (Delhi) gesammelt worden war. Die Art war ursprünglich in den trockeneren Gebieten von Ceylon beheimatet; heute wird sie in tropischen Ländern oft als Zierbaum angepflanzt (Fries 1959). Die Blüten entsprechen ganz dem typischen Bauplan der Annonaceen-Blüten. Hier soll nur das Perianth näher beschrieben werden.

Etwa 50% von 130 untersuchten Blüten waren normal trimer gebaut. Die anderen Blüten zeigten die verschiedensten Abweichungen in den Zahlenverhältnissen. 7 Blüten besaßen ein 4zählig-trizyklisches Perianth. In den meisten übrigen Fällen waren Abweichungen von der Trimerie in den verschiedenen Perianthwirteln auf Grund von Vermehrung durch Dédoublement zu beobachten, d. h. also ohne Übergang zu schraubiger Anordnung. Fries (1959,

S. 32) gibt einige Annonaceen-Arten an, bei denen Anomalien in den Zahlenverhältnissen der Blütenhülle festgestellt wurde. Da er *Polyalthia longifolia* nicht erwähnt und ich auch sonst keine diesbezüglichen Angaben finden konnte, sollen einige der abweichenden Perianthformen genannt werden: Am häufigsten (21×) wurden Blüten mit 3 Sepalen und 3+4 Petalen beobachtet. Weitere Formeln sind: Sep. 3, Pet. 4+3; Sep. 3, Pet. 3+5 und Sep. 4, Pet. 3+4.

In den typischen Blüten setzt sich der Kelch aus 3 kleinen Sepalen (Abb. 56c) zusammen, die in Form und Größe den Vorblättern sehr ähnlich sind, welche an dem langen Pedicellus sitzen. Die auffallend schmalen Petalen (vgl. Abb. 57g) sind alle etwa gleich lang (ca. 25 mm); die inneren Petalen sind im unteren Teil jedoch bedeutend breiter als die äußeren (vgl. Abb. 56d und e). Die Basis der Petalen ist wenig schmaler als die der Sepalen. Während die Oberfläche der äußeren Petalen gleichmäßig behaart ist, sind die inneren Petalen auf der Innenseite am Grunde glatt und glänzend. Die Nervatur ist bei den Sepalen und den Petalen beider Kronwirtel im Prinzip gleich (Abb. 56 c—e). Neben 3—5 kräftigen Leitbündeln treten noch einige zartere Stränge in die Blätter ein. Die Hauptnerven ziehen parallel durch das Blatt und treten an der Spitze miteinander in Verbindung (ähnlich wie in Abb. 56b). Die Interkostalfelder werden durch zahlreiche, oft anastomosierende, zarte Bündel innerviert. Die Nervatur ist also der bei den Magnoliaceae beschriebenen Nervaturform sehr ähnlich.

In 9 der 130 untersuchten Blüten von *Polyalthia longifolia* fanden sich 1 oder mehrere Übergangsbildungen zwischen Stamina und Petalen. Die Stamina entsprechen der für die Familie typischen Form (Abb. 57 a und b). Ein Filament fehlt. Die Antheren sind extrors, und das relativ breite Konnektiv ist oberhalb der Theken zu einem oben leicht gewölbten Schild verbreitert. Die gefundenen Bildungsabweichungen liefern eine fast lückenlose Formenreihe, die zwischen den Stamina und den Petalen vermittelt. Abb. 57 d zeigt ein Staubblatt, dessen schildförmiger Apikalabschnitt zu einer Schuppe ausgewachsen ist, welche am Rande die für die Petalen charakteristische Behaarung besitzt. An der in Abb. 57 c in Seitenansicht wiedergegebenen Form ist eine starke Verbreiterung und Wölbung des Konnektivs zu erkennen. An den mehr petalenartigen Phyllomen (Abb. 57 e—h) kann man ebenfalls eine auffällige Krümmung im Antherenbereich oder direkt darüber beobachten. Die Theken des größten Blattes (Abb. 57 g) sind völlig abortiert.

Die Nervatur der petalenähnlichen Zwischenformen entspricht ganz derjenigen der Petalen (vgl. Abb. 56a). Bei den kleineren Formen ist die Nervatur erst oberhalb der Theken reicher verzweigt (Abb. 56b). Die Stamina sind stets einnervig.

Die Bildung derartiger Zwischenformen wird bei *Polyalthia longifolia* wahrscheinlich durch die Kultivierung gefördert. Ähnliche Bildungsabweichungen fanden sich jedoch auch in 2 Blüten von

Anaxagorea pachypetala (Diels) R. E. Fries, Abb. 58,

die von einem am natürlichen Standort gewachsenen Baum stammten (Herbarmaterial aus dem Mus. Bot. Berolinensis: leg. Tessmann, Nr. 4893, Ost-Peru, Marañon). Die Sepalen waren bei den beiden mir zur Verfügung stehenden Blüten bereits abgefallen. In einer Blüte war ein inneres Petalum verdoppelt. Die zweite Blüte besaß eine normale Corolle aus 2×3 fleischigen Petalen. Die äußeren Kronblätter sind oval und leicht schüsselförmig gewölbt (Abb. 58a). Die inneren Petalen (Abb. 58b) sind im oberen Teil auf der Innenseite gekielt. Die Dicke des Gewebes sowie der Reichtum an Gerbstoffen machten eine Aufhellung der Petalen unmöglich. Es konnte deshalb nur festgestellt werden, daß 3 Leitbündel in die Basis der Petalen eintreten.

Innerhalb des normalen Perianths waren noch 3 weitere petalenähnliche Phyllome ausgebildet, die aber keinen Wirtel bildeten. Abb. 58c zeigt die Ventralansicht eines dieser Phyllome, die im oberen Teil stark verdickt sind. An den beiden anderen Phyllomen waren je an einer Seite Pollensäcke entwickelt (Abb. 58d: Dorsalansicht!). Zum Inneren der Blüte hin folgten dann zunächst einige Stamina mit stark hervortretendem Konnektivfortsatz (Abb. 58e). Die typischen Stamina (Abb. 58f) besitzen extrorse Antheren und werden von einem sehr kräftigen Nerv durchzogen. Der Übergang zu den kleinen Innenstaminodien ist gleitend (vgl. Abb. 58 g und h).

Zusammenfassend läßt sich über des Perianth der Annonaceae folgendes sagen: Die Übereinstimmung der Sepalen mit den äußeren Petalen bei einigen Gattungen sowie die große Ähnlichkeit der Innervierung und Nervatur beider Perianthblattformen lassen eindeutig erkennen, daß die Sepalen und Petalen der Annonaceae morphologisch gleichwertig, d. h. homolog sind. Die morphologischen Beziehungen der Perianthblätter sind zu den Hochblättern viel enger als zum Androeceum, wie aus der gestaltlichen Übereinstimmung von Sepalen und Brakteolen (z. B. bei *Polyalthia longifolia*) sowie der Art der Innervierung hervorgeht. Die morphologisch sehr interessanten Zwischenformen zwischen Petalen und Stamina sprechen nicht gegen die Hochblattnatur sämtlicher Perianthblätter (vgl. das über ähnliche Formen bei *Hepatica* gesagte, Teil I, S. 394), sie sind jedoch ein Beweis für die Blattnatur der Stamina.

4. Eupomatiaceae

Die Familie besteht aus nur 2 Arten der Gattung *Eupomatia*, die in einem eng begrenzten Gebiet an der Küste von Ost-Australien und Neu-Guinea vorkommen. Die einzeln stehenden Blüten sind durch ein oberhalb des Androeceums entwickeltes „Pseudoperianth" (Eames 1961) von besonderem Interesse.

Prinzipiell sind die Blüten beider Arten gleich gebaut. Sie sind zwittrig und perigyn. Die Blütenachse ist becherförmig. Androeceum und Gynoeceum

werden von einer Kalyptra überdeckt, die bei der Anthese abgeworfen wird. Die Deutung dieses haubenförmigen Knospenschutzes ist nicht einheitlich. Seit langem stehen sich 2 Ansichten gegenüber: Einige Autoren sehen in der Kalyptra ein Hochblattoperculum, welches nicht als Perianth aufzufassen ist, d. h. die Blüten sind achlamydeisch (Baillon 1871, Diels 1916 und Eames 1961). Andere deuten die Kalyptra als verwachsene doppelte oder einfache Blütenhülle (Brown 1866, Bentham & Hooker 1862—67, Hutchinson 1959, Uphof 1959 und Buchheim 1964). Zur Entscheidung dieser Frage kann hier leider nichts Endgültiges beigetragen werden, da das mir zugängliche Material von

Eupomatia laurina R. Br., Abb. 59 und 60,

nur schlecht erhalten war. Es handelt sich dabei um das gleiche Material, welches Diels (1916) für seine Untersuchungen verwendete (Botanischer Garten Sydney, Dezember 1910, leg. J. H. Maiden). Die Kalyptren der weit entwickelten Knospen waren stark zersetzt. Nur ein auffälliger Reichtum des Gewebes an bizarr geformten Idioblasten (Abb. 59d) konnte beobachtet werden. Diese besitzen große Ähnlichkeit mit den Astrosklereiden, die in den Laubblättern von *Trochodendron* vorkommen (vgl. Kaussmann 1963, S. 261, Abb. 149).

Auf Grund der weitgehenden gestaltlichen Übereinstimmung der Kalyptra von *Eupomatia* mit den Knospenhüllen der Himantandraceae möchte ich mich der Auffassung der 2. Autorengruppe anschließen und die Haube der *Eupomatia*-Blüten als ein verschmolzenes Perigon betrachten.

Die auf die Kalyptra folgenden zahlreichen Stamina sind schraubig angeordnet. Der untere Abschnitt der Stamina ist blattartig breit. Über der introrsen Anthere ist ein spitzer Konnektivfortsatz ausgebildet (Abb. 59a—c). Die Stamina werden von einem kräftigen Blattspurstrang innerviert, welcher entweder kurz vor (Abb. 59b) oder kurz nach dem Eintritt (Abb. 59c) in das Blatt 2 schwächere Seitennerven abgibt. Nahe der Basis erfolgt oft noch eine geringfügige weitere Verzweigung der 3 Hauptnerven. Die Lateralnerven und der Medianus ziehen zunächst parallel durch den breiten unteren Teil des Staubblattes. Querverbindungen zwischen Seiten- und Mittelnerv (vgl. Abb. 59a) wurden nur sehr selten beobachtet. Bei den inneren Stamina enden die Seitennerven im unteren Antherenbereich. In den meisten anderen Stamina jedoch verschmelzen sie an der Basis der Anthere und bilden ein adaxial über dem Medianus verlaufendes Bündel (vgl. Abb. 59a I—V), das etwas unterhalb der Antherenmitte endet. Außerdem sind im Konnektiv mehrere kurze Abzweigungen des Medianus zu beobachten.

Auf die Stamina fogen ca. 30 fleischige Blättchen, die ebenfalls schraubig angeordnet sind. Sie werden allgemein als Innenstaminodien aufgefaßt und bilden die von Eames (1961, S. 395) als Pseudoperianth bezeichnete „innere Blütenhülle". Die äußeren Innenstaminodien lassen deutliche Anklänge an die Staubblattgestalt erkennen (Abb. 60a). Ihre Innervierung entspricht auch etwa derjenigen der inneren Stamina (vgl. Abb. 59c). Zum Blüteninneren hin wer-

den die Staminodien allmählich kleiner und fleischiger (Abb. 60c und d). Sie sind am Rande und auf der Fläche mit Gruppen von Futterhaaren besetzt (vgl. Diels 1916), die als Lockmittel für die blütenbesuchenden Käfer dienen, welche hier ausschließlich als Bestäuber fungieren. Die mittleren Innenstaminodien besitzen ein komplexes Nervaturnetz, das von den 3 in das Blatt eintretenden Leitbündeln ausgeht (Abb. 60b).

Die Staminodien sind dachförmigen über die im Zentrum des Blütenbechers stehenden Karpelle gewölbt, während die Stamina bei der Anthese nach außen gebogen sind. Die bedeutend größeren Innenstaminodien der zweiten Art, *Eupomatia bennettii* F. v. Muell., sind lebhaft gefärbt und spreizen in der offenen Blüte ähnlich wie die Stamina, wodurch sie den Eindruck einer polypetalen Corolle erwecken (vgl. Bot. Mag. 79, t. 4848, 1855; fälschlich als *Eupomatia laurina*).

Die Ausbildung von Innenstaminodien ist fast ausschließlich bei Käferblumen zu beobachten. Die Erscheinung ist deshalb als eine Anpassung an die Käferbestäubung (Cantharophilie) zu werten, die allgemein als Anzeichen eines hohen phylogenetischen Alters angesehen wird (vgl. Diels 1916 und Pijl 1960 und 1961). Bei *Eupomatia* liegen die höchstentwickelten Innenstaminodien vor, die in ähnlicher Form — allerdings weit unscheinbarer — nur noch bei den Himantandraceae und Calycanthaceae auftreten.

5. Illiciaceae

Die unigenerische Familie der Illiciaceae wurde noch von Prantl (1891) zusammen mit den Schisandraceae in seine Magnoliaceae gestellt. Die meist zahlreichen Karpelle der zwittrigen Blüten sind in einem Kreis angeordnet. Perianth und Androeceum sind azyklisch. Die Tepalen des polymeren, corollinischen Perigons sind — ähnlich wie bei *Schisandra* — alle verschieden geformt.

Bei einer von mir untersuchten Blüte von *Illicium anisatum* L. (Herbarmaterial aus Japan, leg. Savatier, nr. 45) bestand das Perigon aus 21 Tepalen. Die äußeren Tepalen sind rundlich und knospenschuppenartig. Nach innen zu werden die Perigonblätter allmählich länger und schmaler. Die innersten Tepalen sind nur etwa halb so groß wie die mittleren. Sie gleichen in der Gestalt — lang zugespitzt, im unteren Drittel verbreitert — den allerdings noch bedeutend kleineren äußeren Stamina, welche ein blattartig abgeflachtes Filament sowie einen kurzen, spitzen Konnektivfortsatz besitzen. Für diese und andere *Illicium*-Arten werden von mehreren Autoren Übergangsformen zwischen Tepalen und Stamina angegeben (Pluskal 1849, Baillon 1871, S. 149 und Wood 1958, S. 317, Fig 2d).

Die Tepalen der untersuchten Blüte sind durch eine besondere Nervaturform charakterisiert, die von allen bisher beschriebenen abweicht. Die äußeren Tepalen zeigen die für *Schisandra* typische einfache Nervatur. In die inne-

ren Tepalen tritt dagegen ein aus mehreren Xylemsträngen zusammengesetztes komplexes Leitbündel ein, von dem sich im Blatt mehrere Seitenäste abspalten. Oder anders ausgedrückt: Die Seitennerven der Tepalen münden nicht in den Medianus ein, sondern sie laufen dicht neben und parallel mit diesem im Blatt abwärts, wodurch der Mittelnerv zur Basis hin immer breiter wird. Die Ähnlichkeit zwischen der Nervatur der innersten Tepalen mit nur wenigen Seitennerven und dem unverzweigten, aber sehr breiten Nerv der Stamina, ist deshalb sehr groß.

6. Calycanthaceae

Die Calycanthaceae werden insbesondere auf Grund der krugförmigen Ausbildung der Blütenachse in die Nähe der Monimiaceae gestellt. Baillon (1871) hatte die beiden Gattungen der Familie, *Calycanthus*[1]) und *Chimonanthus*, sogar in seine Monimiaceae eingegliedert.

Die mittelgroßen Blüten der meist strauchigen Arten stehen einzeln an der Spitze axillärer Kurztriebe. Bei dem näher untersuchten *Calycanthus fertilis* Walt., ist unterhalb der Kurztriebe häufig eine vegetative oder florale Beiknospe ausgebildet. Die 2 transversalen Vorblätter sind bei dieser Art meist laubblattartig. Das Perigon der gänzlich azyklischen Blüten setzt dann mit 2 kleinen Blättchen ein, die — dekussiert zu den Vorblättern — in der Mediane stehen. Die Anordnung der folgenden Tepalen (23—29 wurden beobachtet) ist nach einigen vermittelnden Blättchen rein schraubig. Die Divergenz soll $^{5}/_{13}$ (Baillon 1871, S. 282) oder annähernd $^{8}/_{21}$ betragen (Eichler II, S. 152), d. h. die Anordnung folgt ziemlich genau der Limitdivergenz von 137½°. Die Stamina und Karpelle sind in der gleichen Weise angeordnet.

Die fleischig-lederigen, lanzettlichen, rotbraunen Tepalen zeigen häufig gleitende Übergänge zu den Laubblättern und ebenso zu den filamentlosen Stamina. Wiederholt wurden an den innersten Tepalen schwach ausgebildete Theken beobachtet. Außerdem besitzen einige (2—3) der innersten Tepalen, die auch stets kleiner sind als die mittleren Perigonblätter, an der Spitze die für die Stamina typischen „Futterkörper", welche als Lockspeise für die blütenbesuchenden Käfer dienen (vgl. Diels 1916, Daumann 1930 und Eames 1961, S. 171, Fig. 69). Baillon (1871, S. 282) bezeichnet die innersten Tepalen von *Calycanthus florida* L. aus diesem Grunde als Staminodien.

Die Zahl der Stamina schwankt ebenfalls; oft sind es 13 Stück. Die Öffnung der krugförmigen Blütenachse, in deren Höhlung zahlreiche Karpelle schraubig angeordnet sind, wird durch mehrere „Innenstaminodien" verschlossen, an deren Spitze auch Futtergewebe entwickelt ist. Übergänge zu den fertilen Stamina konnten nicht gefunden werden.

---

[1]) Cheng & Chang (1964) trennen neuerdings die Art *Calycanthus chinensis* als eigene Gattung ab, die sie *Sinocalycanthus* nennen. Das Perianth dieser Art zeichnet sich durch eine leichte Differenzierung aus.

Die Innervierung der Tepalen erfolgt meist durch 3 Leitbündel. Die lateralen Bündel der unteren Tepalen gehen aus einem schwach entwickelten kortikalen Bündelsystem hervor, das bei den Calyanthaceae in den vegetativen Sproßachsen regelmäßig auftritt. Bei den innersten Tepalen sind die Seitenbündel nur schwach oder gar nicht ausgebildet (vgl. auch Smith 1928).

Bei *Chimonanthus praecox* (L.) Link (=*Calycanthus praecox* L.), von dem mir einige fixierte Blüten zur Verfügung standen, ist das Perianth und Androeceum etwas anders gestaltet. Der kurze Blütenstiel ist von 10—14 dicht stehenden, dekussierten Knospenschuppen bedeckt. Diese werden zur Blüte hin allmählich größer und wechseln in eine schraubige Anordnung über. Nach 3—5 Übergangsblättern folgen zahlreiche (ca. 14) Tepalen, welche in der Form den Petalen von *Drimys* sehr ähnlich sind. Sie sind nicht so fleischig wie die Tepalen von *Calycanthus*. Die inneren Tepalen sind wieder kleiner und kurz genagelt. Eine Abgrenzung der Tepalen gegen die Knospenschuppen sowie der verschiedenen Tepalenformen gegeneinander ist unmöglich, da alle Übergänge gleitend sind.

Die meist nur 5 fertilen Stamina heben sich hier jedoch deutlicher von dem Perigon ab als bei den *Calycanthus*-Arten.

Während die inneren Tepalen am Grunde nach außen abspreizen, stehen die mit einem kurzen Filament versehenen Stamina aufrecht und bilden eine säulenförmige Gruppe. Das Filament gleicht dem Nagel der innersten Tepalen. Innerhalb der Stamina schließen sich ca. 6 relativ große „Innenstaminodien" an, die auch hier den Schlund des Achsenbechers verschließen. Oft vermittelt ein halbfertiles Staminodium zwischen den beiden Formen.

Die corollinischen Tepalen sind alle 3nervig. Wie üblich verzweigen sich die beiden Seitennerven stärker als der Medianus. Bei den Übergangsformen zu den Knospenschuppen hin sind die Seitennerven sehr schwach ausgebildet; die Knospenschuppen selbst sind 1nervig.

Rauh & Reznik (1951) untersuchten die Entwicklungsgeschichte der Blüten von *Calycanthus florida*. Danach wird der in ganz jungen Stadien aufgewölbte florale Vegetationskegel später konkav. Auch der eigentliche Scheitelbereich bleibt, anders als bei *Nymphaea* und *Victoria*, nicht konvex. Die Entstehung des Blütenbechers beschreiben die Verfasser wie folgt (S. 40 f.): „Die Aufgabe, welche bei den Rosoideen bestimmten teilungsbereiten Markzellbezirken zugewiesen ist (Torusverbreiterung als Ausdruck des medullären primären Dickenwachstums), wird bei *Calycanthus* durch die verschiedene Teilungsgeschwindigkeit der Elemente des Scheitelmeristems gelöst ... Aus Abb. 24, IV—V geht hervor, daß sich die Orte der hauptsächlichen Zellvermehrung immer mehr in die Becherwand verlagern, wodurch wie bei der Feige ein ‚interkalarer Meristemgürtel' zustandekommt". Die Entwicklung des Perigons und der Stamina wird folgendermaßen charakterisiert (S. 42 f.): „Die Primordien entstehen als Höcker innerhalb eines kontinuierlichen Differenzierungs-

gefälles; die Ausgliederung der verschiedenen Blattgebilde geht nicht wie bei den zyklischen Blüten streng seriiert vor sich."

Bei Präparationen sehr junger Blütenknospen von *Calycanthus fertilis* konnte ich noch die folgenden interessanten Beobachtungen machen: (1) Die innersten, mit einem Futterkörper versehenen Tepalen sind in frühen Entwicklungsstadien k l e i n e r als die ältesten Stamina. (Eine ähnliche Feststellung wurde bei *Nymphaea* gemacht, vgl. S. 450.) (2) Der Übergang von den Stamina zu den sogenannten Innenstaminodien ist regelmäßig abrupt. Auf der anderen Seite ist es jedoch nicht möglich, die jungen „Innenstaminodien" gegen die an sie anschließenden Karpellanlagen abzugrenzen, da sie diesen viel ähnlicher sind als den Stamina. Die sterilen Phyllome zwischen Androeceum und Gynoeceum bei *Calycanthus* sind deshalb eher als „Karpellodien", d. h. sterile, umgebildete Karpelle zu betrachten. Das Auftreten von Futterkörpern an den Narben fertiler Karpelle von *Calycanthus occidentalis* (vgl. Eames 1961, Fig. 69 A) spricht ebenfalls für diese Auffassung. Einen weiteren Beweis für die engere Beziehung der fraglichen Gebilde zu den Karpellen kann man in der Tatsache erblicken, daß es sich um persistierende Phyllome handelt, die bis zur Fruchtreife erhalten bleiben.

Nelson (1954, S. 126 ff.) hält das Perigon der Calycanthaceen für das Ergebnis sekundärer Angleichung von Kelch und Krone einer ursprünglich scharf differenzierten Blütenhülle. Die Petalen dieses Perianths sollen unzweifelhaft staminaler Herkunft sein. Hutchinson (1959), der die Calycanthaceae in seine Rosales einordnet, unterscheidet auch zwischen Sepalen und Petalen.

Wegen der außergewöhnlich unscharfen Abgrenzung des Perianths gegen die Hochblätter bzw. Knospenschuppen und der 3spurigen Innervierung der Tepalen sowie auf Grund der gleichmäßigen Entwicklung der Tepalen ist die Blütenhülle der Calycanthaceae jedoch den anderen einfachen, brakteoiden Perianthbildungen der Magnoliales homolog. Auf die Bedeutung des gleitenden Überganges zwischen Perigon und Androeceum wird in der Diskussion näher eingegangen werden.

Es muß an dieser Stelle wenigstens noch erwähnt werden, daß einige der hier zu den Magnoliales gerechneten Familien durch perianthlose Blüten charakterisiert sind. Es ist im einzelnen umstritten, ob es sich dabei um primäre oder sekundäre Perianthlosigkeit handelt. Eine Diskussion dieser Frage ist im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht möglich. Es soll jedoch wenigstens einige neuere Literatur zu diesem Thema angegeben werden: Trochodendraceae (Pervukhina & Yoffe 1962, Pervukhina 1963, Nast & Bailey 1945); Eupteleaceae und Cercidiphyllaceae (Swamy & Bailey 1949).

IV. Diskussion der Ergebnisse

Der taxonomisch wichtige Vergleich der Perianthformen der einzelnen untersuchten Taxa wurde bereits im speziellen Teil der Arbeit durchgeführt.

Die Ergebnisse bestätigen weitgehend die von Takhtajan (1959), Eames (1961) u. a. vertretene Auffassung von der verschiedenen morphologischen Wertigkeit gewisser heterochlamydeischer Blütenhüllen. So entspricht beispielsweise das differenzierte Perianth, wie wir es bei den Ranunculaceen antreffen, nicht dem in Kelch und Krone gegliederten Perianth der Winteraceen oder anderer Magnoliales. Die Blütenhüllen sämtlicher Magnoliales bestehen, trotz gelegentlich deutlicher gestaltlicher Differenzierung, aus morphologisch gleichwertigen Phyllomen, die von Hochblattnatur sind. Entwicklungsgeschichtlich verhalten sich alle Perianthteile gleich, und auch in der Innervierung sind nur selten bedeutende Unterschiede ausgebildet.

Die differenzierten Blütenhüllen einiger Familien der Ranunculales erweisen sich dagegen auf Grund meist ausgeprägter Unterschiede zwischen Sepalen und Petalen, was die Innervierung und Ontogenie anlangt, als heterogene Bildungen.

Innervierung und Ontogenie sind 2 der in der Einleitung erwähnten Kriterien, die sich im Laufe der Untersuchungen für die Homologisierung der verschiedenen Perianthbildungen als besonders wichtig erwiesen haben.

Zur eindeutigen Homologisierung der mannigfaltigen Perianthformen innerhalb der Ranunculaceen ist allerdings die Anwendung aller verfügbaren Kriterien (vgl. Teil I, S. 363 ff.) notwendig. Ein einseitiger Vergleich weniger Typen muß zu Irrtümern führen, wie die Homologisierung der Blütenhülle von *Knowltonia* mit der von *Adonis* durch Prantl (1887) sowie die Homologisierung des Kelches von *Ranunculus ficaria* mit dem Involukrum von *Hepatica* durch Chesters (1927) beweisen. Die beiden letztgenannten Arten sind ein schönes Beispiel für die Bildung ähnlicher Perianthformen aus nicht-homologen Bauelementen. Schon ein Vergleich mit nahverwandten Arten zeigt, daß die auf den ersten Blick gleichwertig erscheinenden Strukturen in den Zwischenformen „aneinander vorbeigleiten" (vgl. Remane 1956, S. 50 f. und Eckardt 1964 b, S. 88).

Die einseitige Anwendung des Kriteriums der Übergangsformen (3. Homologiekriterium) führte auch zu Fehldeutungen. So schließen Jayaweera (1957) und Emberger (1960), nur auf Grund von Zwischenformen innerhalb einzelner Blüten, auf die staminale Natur sämtlicher Perianthteile.

Eingehender zu erörtern ist noch die Frage der Homonomie, d. h. der intraindividuellen Homologie der verschiedenen Perianthglieder oder, mit anderen Worten, die Frage nach der „Herkunft" der Sepalen und Petalen.

Bei der Beschreibung der differenzierten Blütenhüllen der Ranunculaceen, Berberidaceen und einiger anderer Familien der Ranunculales wurde wiederholt auf die außerordentlich große Ähnlichkeit der Petalen (oder „Nektarblätter") mit den Stamina hingewiesen, wie sie besonders in der Entwicklung und Leitbündelversorgung zutage tritt. Die Petalen dieser Taxa zeigen also eine homologe Übereinstimmung mit den Staubblättern.

Es sei jedoch betont, daß die eindeutige morphologische Gleichwertigkeit dieser Petalen mit Staubblättern nicht kritiklos in eine phylogenetische Vorstellung übersetzt werden darf, wie es offensichtlich bei den meisten Autoren geschieht. Nur wenige Autoren schränken den Sinn des so häufig verwendeten Wortes „Herkunft" ausdrücklich ein.

Troll (1928) z. B. kommentiert seine Ausführungen über die Herkunft der Kronblätter in einer Fußnote (S. 198): „Wenn hier von ‚Herkunft' der Blumenblätter die Rede ist, so soll das durchaus nicht heißen, daß die Blumenblätter ‚ursprünglich' Staubblätter waren. Sie sind aber morphologisch identisch mit ihnen. Mit der Frage nach der Herkunft sind also lediglich die morphologischen Beziehungen der Blumenblätter zu den benachbarten Blattorganen gemeint, also das Problem: stehen die Petala näher den Staubblättern oder den Hochblättern, wie sie als Kelch in die Blütenhülle aufgenommen sind?" Man darf also nicht, wie es in neuerer Zeit so oft geschieht, Homologie bzw. Homonomie als „Ähnlichkeit auf Grund gleicher Abstammung" definieren (vgl. die Kritik von Eckardt 1964 b, S. 81). Denn in Wirklichkeit ist der Sachverhalt gerade umgekehrt: Gegeben ist nur die mit Hilfe der Homologiekriterien zu ermittelnde morphologische Übereinstimmung innerhalb der rezenten Angiospermen. Die phylogenetischen Vorstellungen ergeben sich dann sekundär aus den Forschungsergebnissen der vergleichenden Morphologie. Bei der phylogenetischen Auswertung bzw. Deutung der morphologischen Befunde ist jedoch mit äußerster Vorsicht zu verfahren.

An der weitverbeiteten Vorstellung, die Petalen seien durch „Umwandlung", „Metamorphose" oder „Sterilwerden" aus Stamina entstanden, wurde wiederholt Kritik geübt (Engard 1944, Zimmermann 1957 und 1959, Alexandrov & Dobrotvorskaya 1958, Wardlaw 1961 u. a.).

Über die Frage der ontogenetisch-morphogenetischen Entwicklung der Blütenhülle besteht weitgehende Einigkeit. Bei der Ausbildung eines differenzierten Perianths erfolgt eine mehrfache „Umstimmung" des Sprosses, die durch stoffliche Agenzien (Wuchsstoffe) bewirkt wird. Eine Störung der auf engstem Raum erfolgenden Differenzierungs- bzw. Determinationsprozesse führt leicht zu den mehrfach beschriebenen, chimärenartigen Zwischenformen aus Gewebe benachbarter Phyllomkategorien (vgl. auch Ehrenberg 1945 und Weber 1950).

Nach Bergfeld (1956) ist die Blütenbildung nicht als eine Alles-oder-Nichts-Reaktion anzusehen. Die Blüte kann vielmehr auch nach bereits eingeleiteter Entwicklung zur vegetativen Phase zurückkehren.

Der enge morphologische Zusammenhang zwischen bestimmten Petalenformen und Staubblättern spiegelt sich auch im entwicklungsphysiologischen Geschehen. Nach Angaben von Heslop-Harrison (1959) wird beispielsweise bei Auxin-Behandlung von zwittrigen Blüten mit „staminalen" Petalen die Entwicklung der Petalen und Stamina weitgehend unterdrückt, während der

Kelch und das Gynoeceum hypertrophieren. Gottschalk (1963) beschreibt eine röntgeninduzierte *Pisum*-Mutante, bei der die Zahl der Sepalen und und Karpelle verdoppelt war, Krone und Androeceum dagegen völlig fehlten. (Man darf daraus jedoch nicht den Schluß ziehen, daß die Petalen und Stamina grundsätzlich andere Gebilde, d. h. Organe sui generis seien, wie es beispielsweise Engard 1944 und Plantefol 1948 tun; vgl. auch die Ablehnung dieser Auffassungen durch Tepfer 1953 und Gauthier & Arros 1963).

Diese Erscheinungen sowie weiterhin das schon mehrfach erwähnte Murbeckssche Phänomen der „staminalen Pseudapetalie" und die mannigfaltigen Übergänge von apetalen Blüten, über solche mit staminodienartigen „Nektarblättern", bis zu typisch heterochlamydeischen Perianthbildungen (*Adonis*) innerhalb der Ranunculaceen, lassen zwar die übliche Vorstellung von dem phylogenetischen Werden der hier in Frage kommenden Petalenformen als durchaus akzeptabel erscheinen.

Wie jedoch in dem speziellen Teil dieser Arbeit schon mehrfach betont wurde, sind die Grenzen zwischen Sepalen und Petalen auch in den Sippen mit „staminalen" Petalen nicht immer ganz scharf. Besonders häufig sind in der Form der Innervierung und vereinzelt auch in der äußeren Gestaltung (z. B. *Ranunculus bilobus*, Abb. 18) gleitende Übergänge zwischen Kelch und Krone zu beobachten (vgl. auch Diels 1910, S. 22 f. und Schmidt 1928, S. 358).

Die phylogenetisch ältesten Perianthbildungen sind deshalb mit hoher Wahrscheinlichkeit solche Formen, welche, bei schraubiger Anordnung, einen gleitenden Übergang vom Hochblattbereich bis in das Androeceum hinein aufzuweisen haben. Es sei erinnert an *Menispermum* und *Nymphaea* unter den Ranunculales sowie an *Illicium*, *Calycanthus* u. a. bei den Magnoliales. *Nymphaea* und *Calycanthus* sind in diesem Zusammenhang von besonderem Interesse, da bei beiden Gattungen die innersten Tepalen dasjenige Merkmal zeigen, welches alle typisch staminalen Petalen charakterisiert: Ihr Wachstum ist im Vergleich mit dem der ältesten Stamina gehemmt!

Aus derartigen Blütenhüllen, mit von außen nach innen allmählich fortschreitendem Differenzierungsgefälle, wäre die Evolution der vorn beschriebenen Perianthformen denkbar, indem einmal die äußeren, mehr hochblattartigen Phyllome in der Entwicklung gefördert werden, während in anderen Entwicklungslinien eine stärkere Herausdifferenzierung der den Staubblättern näherstehenden Perianthblätter erfolgte. Die äußeren Phyllome wurden bei diesen Gruppen zu einem schützenden Kelch reduziert.

Die letztgenannte Form der Blütenhülle, bei welcher die Petalen morphologisch weitgehend mit den Stamina übereinstimmen, ist offenbar bei den Dikotyledonen weitverbreitet. Ob die innerhalb der Polycarpicae häufige Form der mehr zum Hochblattbereich tendierenden Petalen auch bei den höher entwickelten Dikotyledonen oder den Monokotyledonen auftritt, bleibt noch zu überprüfen.

Eventuell ergeben sich für die Perianthbildungen mancher Angiospermengruppen noch andere Deutungsmöglichkeiten (vgl. Mattfeld 1938, Diels 1942/50, S. 365 und Constance 1955).

Mehrere Autoren haben vorgeschlagen, die unterschiedliche morphologische Natur der Perianthteile in ihrer Bezeichnung zum Ausdruck zu bringen. Drude schlug bereits 1887 vor, den Terminus Perigon nur in unklaren Fällen anzuwenden und alle hochblattartigen Perianthglieder als Kelch sowie die mehr staminalen Phyllome der Blütenhülle als Corolle zu bezeichnen. Die gleiche Auffassung vertritt Leinfellner (1963).

Die von Koso-Poljanski (1922) eingeführte Unterscheidung zwischen „Andropetalen" und „Bracteopetalen" wurde bereits in der Einleitung erwähnt. Die Ausdrücke „Staminal-Petalen" und „Sepal-Perianth" wurden von Buxbaum (1948 und 1958) vorgeschlagen.

Eine solche Belastung der rein beschreibenden Termini Kelch und Krone (bzw. Sepalum und Petalum) mit teilweise noch umstrittenen morphologischen Deutungen sollte jedoch besser vermieden werden.

C. Zusammenfassung

Die verschiedenen Ausbildungsformen der Blütenhülle — Perigon oder Kelch und Krone — sowie ihr Fehlen (Apopetalie, Apetalie und Achlamydie) sind für die Taxonomie der Angiospermen von großer Bedeutung. Die morphologische Deutung der Perianthglieder (Tepalen, Sepalen, Petalen und Honig- oder Nektarblätter) sind noch umstritten, ebenso die davon abhängende Frage nach der Entstehung des differenzierten Perianths.

Es wird eine kurze Darstellung der diesbezüglichen Theorien und der zur Klärung dieser Frage wichtigen Kriterien gegeben, die in die 3 Homologiekriterien einzuordnen sind (vgl. Remane 1956 und Eckardt 1964 b).

Die im Mittelpunkt der eigenen Untersuchungen stehenden Polycarpicae (oder Ranales) werden in zwei Ordnungen aufgeteilt: Magnoliales und Ranunculales (nach A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien, 12. Auflage, Bd. II, 1964).

Die wichtigsten Ergebnisse sind:

I. Ranunculales

1. Ontogenie und Innervierung haben sich als die wichtigsten Kriterien für die Homologisierung unterschiedlicher Perianthformen erwiesen. Daneben sind die Gestalt und die Nervatur der Perianthglieder von Bedeutung.

2. Bei den Ranunculales sind fast alle Petalen in der frühen Entwicklung den Stamina sehr ähnlich und zeigen später eine Wachstumshemmung gegenüber den Sepalen und Stamina. (Diese Erscheinung ist auch für die Petalen zahlreicher anderer Dikotyledonen typisch.)

3. Die Petalen der Ranunculales werden fast stets unilakunär und einspurig innerviert (Ausnahme: *Laccopetalum*). Die Leitbündelversorgung der

Sepalen dieser Gruppe ist meist tri- oder unilakunär und 3- bis mehrspurig. Bei schraubigen Kelchen zeigen die oberen Sepalen häufig Übergänge zu der einspurigen Leitbündelversorgung der Petalen.

4. In azyklischen Blüten gibt es oft Zwischenformen zwischen Sepalen und Petalen sowie zwischen Petalen und Stamina.

5. Bei den Ranunculaceae (excl. *Paeonia*) sind die nektarsterilen Petalen von *Adonis* mit den nektarfertilen Petalen anderer Gattungen homolog. Es wird deshalb vorgeschlagen, den Terminus „Honig"- oder „Nektarblatt" und entsprechende andere Ausdrücke in Zukunft zu vermeiden oder nur als Synonym für „nektarfertiles Petalum" zu verwenden.

Die häufig corollinische äußere Blütenhülle ist demnach als Kelch zu bezeichnen.

Das oft gefärbte Perigon (= undifferenziertes Perianth) entspricht insgesamt dem Kelch der Ranunculaceen mit doppelter Blütenhülle. Die teilweise angedeutete Differenzierung im Perigon (z. B. in der Gattung *Anemone* und bei *Knowltonia*) geht nie bis zu einer klaren Unterscheidungsmöglichkeit von Kelch und Krone.

Die Anordnung der Blütenphyllome erfolgt in den azyklischen Blüten meist durchgehend nach der Limitdivergenz von 137½° (vgl. Schöffel 1932). Auch in den sogenannten hemizyklischen Blüten (z. B. *Ranunculus*) ist die schraubige Anordnung im Perianth deutlich.

Bei den Sepalen und Tepalen sind enge morphologische Beziehungen zu den Hochblättern häufig zu beobachten. Die Petalen dagegen zeigen eine auffällige Ähnlichkeit homologer Art mit den Stamina.

Die Stamina von *Laccopetalum giganteum* sind z. T. 3nervig. 3nervige Stamina waren von den Ranunculaceae bisher noch nicht bekannt.

6. Die Paeoniaceae weichen in ihrer Perianthausbildung von sämtlichen Ranunculaceae ab. Die Petalen sind morphologisch eng mit den Sepalen verbunden und sind wie diese als modifizierte Hochblätter anzusehen.

7. Die Blütenhülle der Berberidaceae ist stets in Kelch und Krone gegliedert. Die nektarsterilen Petalen der Podophylloideae sind den „Nektarblättern" der Berberidoideae (excl. *Nandina*) homolog.

Durch histogenetische Untersuchungen konnte nachgewiesen werden, daß die Petalen und Stamina bei *Mahonia* und *Berberis* nicht aus einer Anlage hervorgehen. Die selbständig angelegten Organe sind vielmehr an der Basis durch radiale Verwachsungen vereint.

Die Petalen von *Nandina* besitzen keine Nektarien und sind den Sepalen morphologisch gleichwertig, d. h. es liegt ein differenziertes Hochblattperianth vor. *Nandina* weicht somit stark von den anderen Berberidaceae ab und sollte deshalb wenigstens eine eigene Unterfamilie bilden.

Die Blüten von *Achlys* sind apochlamydeisch.

8. Nymphaeaceae: *Nuphar* besitzt eine typische doppelte Blütenhülle mit staminalen Petalen.

Das Perianth von *Nymphaea* und *Victoria* ist als differenziertes Hochblattperianth aufzufassen.

Bei den Cabomboideae treten 2 Perianth-Typen auf. *Brasenia* hat ein Perigon. Die Tepalen der beiden trimeren Wirtel unterscheiden sich weder in der Gestalt noch in der Leitbündelversorgung und Ontogenie. Das Perianth von *Cabomba* dagegen ist scharf differenziert. Die Petalenentwicklung ist anfangs stark gehemmt.

II. Magnoliales

1. Bei den Magnoliales sind alle Perianthteile morphologisch gleichwertig, auch bei deutlicher Differenzierung in Kelch und Krone. Alle Perianthblätter (Tepalen, Sepalen und Petalen) sind von Hochblattnatur.

2. Die Petalen der Magnoliales bleiben in ihrer Entwicklung nicht hinter den Stamina zurück. Ebensowenig bestehen zwischen den Sepalen und Petalen größere Unterschiede in der Leitbündelversorgung.

3. Es sind öfter Übergangsformen zwischen Tepalen bzw. Petalen und Stamina zu beobachten (u. a. bei *Michelia*, manchen Annonaceae, *Illicium* und *Calycanthus*).

4. Die Corolle der Winteraceae (*Drimys*) entspricht wahrscheinlich dem gesamten Perianth der Magnoliales, während der Kelch Vorblättern entspricht.

5. Die Stamina und Innenstaminodien (Teile des „Pseudoperianths") der käferblütigen *Eupomatia laurina* werden abgebildet und beschrieben.

III. Allgemeines

1. Die besonders von Eames (1961, S. 88 ff.) vertretene Ansicht von der Entstehung differenzierter Blütenhüllen auf 2 verschiedenen Wegen, d. h. von 2 verschiedenen Wegen der Petalenentstehung innerhalb der Polycarpicae, wird bestätigt.

2. Vor einer unkritischen Übertragung der Ergebnisse der vergleichenden Morphologie in eine phylogenetische Hypothese über die Entstehung der Corolle wird gewarnt.

Die den Stamina homologen Petalen, die sogenannten staminalen Petalen, müssen nicht aus „umgewandelten" Stamina entstanden sein.

3. Es bleibt zu prüfen, wie weit die beiden beschriebenen Typen des heterochlamydeischen Perianths bei den Angiospermen verbreitet sind. Der innerhalb des Ranunculales weit verbreitete Typ der staminalen Petalen ist bei den anderen Dikotyledonen sicher vorherrschend.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich Herrn Prof. Dr. Theo Eckardt. Für sein stetes Interesse, für die Bemühungen zur Beschaffung seltenen Materials sowie für das in großer Menge mir zur Untersuchung überlassene Alkoholmaterial und zahlreiche Literaturhinweise bin ich Herrn Prof. Eckardt zu besonderem Dank verpflichtet.

Summary

Title: Comparative-morphological and ontogenetic studies on the perianth of the Polycarpicae (or Ranales).

The different forms of the perianth — perigone or calyx and corolla — as well as their absence (apopetaly, apetaly, and achlamydy) are of great importance for the taxonomy of the angiosperms. The morphological interpretation of the perianth parts (tepals, sepals, petals, and honey- or nectary-leaves) is still disputed. Likewise the resulting question of the origin of the differentiated perianth remains a matter of controversy.

A brief survey of theories and criteria important for the solution of this problem is given. These criteria can be classified into the 3 main criteria of homology (see Remane 1956 and Eckardt 1964 b).

The Polycarpicae (or Ranales) are divided into 2 orders: Magnoliales and Ranunculales (following A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien, 12th Ed., Vol. II, 1964).

The most important results of these studies are:

I. Ranunculales

1. Ontogeny and vascularisation (nodal anatomy) have proved to be the most important criteria in homologizing different perianth forms. Besides this the shape and venation of the perianth leaves are important characters.

2. In the Ranunculales almost all petals are very similar to the stamens in their early development. Later on their development slows down compared with that of sepals and stamens. (This phenomenon is typical for the petals of numerous other dicotyledons, too.)

3. The petals of Ranunculales almost always show a unilacunar one-trace condition (exception: *Laccopetalum*). The sepals of this group are mostly related to tri- or unilacunar nodes with 3 or more traces. In calyces with helically arranged parts the inner sepals frequently show transitions to the one-trace condition of the petals.

4. In acyclic flowers intermediate forms between sepals and petals as well as between petals and stamens may frequently be found.

5. In the Ranunculaceae (except *Paeonia*) the non-nectariferous petals of *Adonis* are homologous with the nectariferous petals of other genera. Thus, it is proposed to avoid the term „honey"- or „nectary-leaf" („Honig"- or „Nektarblatt") and corresponding other terms, or to use these terms as synonyms for „nectariferous petal" only. Consequently, the external perianth being frequently corollaceous has to be called calyx.

The often petaloid perigone (= not differentiated perianth) in the whole is equivalent to the calyx of the Ranunculaceae with a differentiated perianth. The differentiation within the perigone which sometimes may be found (e. g. in the genera *Anemone* and *Knowltonia*) never comes to a clear distinction between calyx and corolla.

In the acyclic flowers the floral phylloms are mostly arranged according to the „Limitdivergenz" of 137½° (see SCHÖFFEL 1932). In the so-called hemicyclic flowers (e. g. *Ranunculus*) the helical arrangement of the perianth parts is evident, too. The sepals and tepals frequently show close morphological relations to bracts (hypsophylls). On the contrary the petals are remarkably similar in a homologous way to stamens.

The stamens of *Laccopetalum giganteum* are partly three-veined. Stamens with three veins were not yet reported in the Ranunculaceae.

6. The Paeoniaceae differ from all Ranunculaceae by their perianth. Morphologically the petals of *Paeonia* are closely related to the sepals. Like these they may be considered to be modified bracts.

7. The floral envelope of the Berberidaceae is always differentiated into calyx and corolla. The non-nectariferous petals of the Podophylloideae are homologous with the „Nektarblätter" of the Berberidoideae (except *Nandina*).

By histogenetic investigations it was proved that petals and stamens of *Mahonia* and *Berberis* do not originate from one primordium. These independently initiated organs are connated radially at their bases.

The petals of *Nandina* have no nectaries. They are morphologically equivalent to sepals, i. e. the differentiated perianth of *Nandina* is completely of bract nature. Thus, *Nandina* differs considerably from other representatives of Berberidaceae, and, thus, should form at least one monotypic subfamily.

The flowers of *Achlys* are apochlamydeous, i. e. secondary naked.

8. Nymphaeaceae: The perianth of *Nuphar* is clearly differentiated into calyx and corolla, with staminal petals. The floral envelope of *Nymphaea* and *Victoria* must be considered as a differentiated perianth of bract nature.

In the Cabomboideae there are 2 types of perianths. *Brasenia* has a perigone. The tepals of the two trimerous whorls differ neither in shape nor in vascular supply and ontogeny.

The perianth af *Cabomba* is clearly differentiated into calyx and corolla. The development of the petals is distinctly retarded in the beginning.

II. Magnoliales

1. In the Magnoliales all perianth parts are morphologically equivalent, even though the perianth is clearly differentiated into calyx and corolla. All perianth parts (tepals, sepals, and petals) are bracteoid.

2. The petals of the Magnoliales do not show any retarded development. In addition there are no greater differences in the vascular supply between sepals and petals.

3. Intermediate forms between tepals or petals and stamens can frequently be found (e. g. in *Michelia*, some species of Annonaceae, *Illicium*, and *Calycanthus*).

4. The corolla of Winteraceae (*Drimys*) probably corresponds to the whole perianth of the Magnoliaceae, while the calyx corresponds to bracteoles.

5. Stamens and inner staminodes (parts of the „pseudo-perianth") of the beetle-pollinated flowers of *Eupomatia laurina* are illustrated and described.

III. General Conclusions

1. The investigations confirm the school of thought maintained especially by Eames (1961, p. 88 ff.), accepting two possibilities of origin of the differentiated floral envelopes, i. e. the origin of petals in two different ways within the Polycarpicae.

2. The author admonishes not to interprete uncritically results of comparative-morphological researches, i. e. to base phylogenetic hypotheses on the origin of the corolla upon these results without due caution. The petals homologous with stamens, the so-called staminal petals, must not have been evolved from „transformed" stamens.

3. The occurrence of the two described types of the heterochlamydeous perianth within the angiosperms is still to be verified. The type of the staminal petal, very common in the Ranunculales, is surely predominant among the other dicotyledons.

D. Literaturverzeichnis

Bei russischen Autoren wird z. T. neben der eigenen Transliteration zusätzlich die den Deutschen Normen (DIN 1460) entsprechende Transliteration angegeben (in Klammern).

Adamson, R. S., & Salter, T. M., 1950: Flora of the Cape Peninsula. Cape Town and Johannesburg.

Ahrendt, L. W. A., 1961: *Berberis* and *Mahonia*. A taxonomic revision. J. Linn. Soc. Bot. London **57:** 1—410.

Alexandrov (Aleksandrov), V. G., & Dobrotvorskaya (Dobrotvorskaja), A. V., 1958: On the floral parts metamorphosis and morphological nature of the stamen. Probl. Bot. **3:** 248—270. Russisch mit engl. Zusammenfsg.

Arber, Agnes, 1936: Studies in flower structure. II. On the vascular supply to the nectary in *Ranunculus*. Ann. Bot. **50:** 305—319.

— 1937: The interpretation of the flower: A study of some aspects of morphological thought. Biol. Rev. **12:** 157—184.

— 1950: The natural philosophy of plant form. Cambridge.

Arber, E. A. N., & Parkin, J., 1907: On the origin of Angiosperms. J. Linn. Soc. Bot. London **38:** 28—80.

Arnott, H. J., & Tucker, Shirley C., 1963: Analysis of petal venation in *Ranunculus*. I. Anastomoses in *R. repens* v. *pleniflorus*. Amer. J. Bot. **50:** 821—830.

Ascherson, P., 1864: Flora der Provinz Brandenburg. Berlin.

Bailey, I. W., & Nast, C. G., 1945: The comparative morphology of the Winteraceae. VII. Summary and conclusions. J. Arnold Arb. **26:** 37—47.

Baillon, H., 1871: The natural history of plants. Vol. I. London.

— 1872: Histoire des plantes. T. III. Paris.

Bancroft, Helen, 1935: A review of researches concerning floral morphology. Bot. Rev. **1:** 77—99.

Bartling, F. G., 1830: Ordines naturales plantarum. Gottingae.

Beal, E. O., 1956: Taxonomic revision of the genus *Nuphar* Sm. of North America and Europe. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. **72:** 317—346.

Benoist, R., 1950: Sur une Ficaire à cinq sépales. Feuille Naturalistes **5:** 38.

Benson, L., 1939: The taxonomic significance of the nectary scale in *Ranunculus*. Amer. J. Bot. **26:** 677.

— 1940: The North American subdivisions of *Ranunculus*. Amer. J. Bot. **27:** 799—807.

— 1957: Plant classification. Boston.

Bentham, G., & Hooker, J. D., 1862/67: Genera plantarum. Vol. I, London.

Bergfeld, R., 1956: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an einigen Blütenformmutanten der Sippe 50 von *Antirrhinum majus* L. Z. Ind. Abst.-Vererbungslehre **87:** 784—797.

Bersillon, G., 1955: Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des dicotylédones herbacées. Ann. Sci. Nat. Bot. II. Ser. **16:** 225—448.

Bessey, C. E., 1897: Phylogeny and taxonomy of the Angiosperms. Bot. Gaz. **24:** 145—178.

Biebl, R., & Germ, H., 1950: Praktikum der Pflanzenanatomie. Wien.

Brand, A., 1895: Monographie der Gattung *Nigella*. Abhandl. Vortr. Gesamtgeb. Naturwiss. **4:** Nr. 9.

Braun, A., 1858: Über den Blüthenbau von *Delphinium*. Jb. Wiss. Bot. **1:** 307—370.

Brouland, M., 1935: Recherches sur l'anatomie florale des Renonculacées. Thèses, Paris. (Le Botaniste **27:** 1—252. 1935/36.)

Brown, R., 1866: The miscellaneous botanical works. Vol. I, London.

Brown, W. H., 1938: The bearing of nectaries on the phylogeny of flowering plants. Proc. Amer. Phil. Soc. **79:** 549—595.

Buchheim, G., 1964: Magnoliales und Ranunculales. In: A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. II. Bd. Berlin-Nikolassee.

Budell, B., 1964: Untersuchungen der Antherenentwicklung einiger Blütenpflanzen. Z. Bot. **52:** 1—28.

Burtt, B. L., 1964: *Holboellia coriacea*. Bot. Mag. **175:** Tab. 447.

Busse, A., 1914: Vergleichende Untersuchungen der Blumen-, Kelch- und Laubblätter der Ranunculaceen. Diss. Kiel.

Buxbaum, F., 1948: Zur Klärung der phylogenetischen Stellung der Aizoaceae und Cactaceae im Pflanzenreich. Sukkulentenkunde **2:** 3—16.

— 1958: Der morphologische Typus und die systematische Stellung der Gattung *Calochortus*. Beitr. Biol. Pflanzen **34:** 405—452.

Calloni, S., 1887: Nettari ed arillo nella *Jeffersonia diphylla* Pers. Malpighia **1:** 311—316.

— 1888: Contribuzione allo studio del genere *Achlys* nelle Berberidacee. Malpighia **2:** 25—34.

Canright, J. E., 1952: The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. I. Trends of specialization in the stamens. Amer. J. Bot. **39:** 484—497.

Caspary, R., 1891: Nymphaeaceae. In Engler-Prantl; Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, 2. Abt. Leipzig.

Čelakovsky, L. J., 1896: Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. I. Theil. Sitz.-Ber. Kgl. Böhm. Ges., Math.-Naturwiss. Cl. 1896: 1—91.

— 1901: Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. II. Theil. Sitz.-Ber. Kgl. Böhm. Ges., Math.-Naturwiss. Cl. 1900: 1—221.

Chassat, J.-F., 1962: Recherches sur la ramification chez les Nymphaeacées. Bull. Soc. Bot. France, Mém. 1962: 72—95.

Cheng, W. C., & Chang, S. Y., 1964: Genus novum calycanthacearum chinae orientalis. Acta Phytotaxonomica Sinica **9:** 137—139.

Chesters, A. E., 1927: The vascular supply of the bracts of some species of *Anemone*. J. Linn. Soc. Bot. London **47:** 553—582.

Chrtek, J., 1962: Der Verlauf der Nervatur in den Kronblättern, bzw. Kronen der Dikotyledonen. Novitates Botanicae Hort. Bot. Univ. Carol. Prag. 1962: 3—10.

Citerne, P. E., 1892: Berberidées et Erythrospermées. Thèse, Paris.

Constance, L., 1955: The systematics of the Angiosperms. In: A century of progress in the natural sciences, 1853—1953. California Acad. Sci. San Francisco.

Corner, E. J. H., 1946: Centrifugal stamens. J. Arnold Arb. **27:** 423—437.

Cronquist, A., 1957: Outline of a new system of families and orders of Dicotyledons. Bull. Jard. Bot. Bruxelles **27:** 13—40.

— 1961: Introductory botany. New York.

Cutter, Elizabeth G., 1957 a: Studies of morphogenesis in the Nymphaeaceae. I. Introduction: Some aspects of the morphology of *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphaea alba* L. Phytomorphology **7:** 45—56.

— 1957 b: — II. Floral development in *Nuphar* and *Nymphaea:* Bracts and calyx. Phytomorphology **7:** 57—73.

— 1958: — III. Surgical experiments on leaf and bud formation. Phytomorphology **8:** 74—95.

— 1959: — IV. Early floral development in species of *Nuphar*. Phytomorphology **9:** 263—275.

Daumann, E., 1930: Das Blütennektarium von *Magnolia* und die Futterkörper in der Blüte von *Calycanthus*. Planta **11:** 108—116.

Debenham, E. M., 1939: A modified technique for the microscopic examination of xylem of whole plants or plant organs. Ann. Bot. **3:** 369—373.

De Candolle, A. P., 1813: Théorie élémentaire de la botanique. Paris.

— 1817: Considérations générales sur les fleures doubles, et en particulier sur celles de la famille des Renonculacées. Mém. Phys. Chim. Soc. d'Arcueil **3:** 385—404.

— 1824: Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. I, Paris.

De Lessert, B., 1820: Icones selectae plantarum. Vol. I, Paris.

Denffer, D. v., 1962: Einleitung und Morphologie. In: E. Strasburger: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. S. 3—185, 28. Aufl. Stuttgart.

Diels, L., 1910: Menispermaceae. In A. Engler: Das Pflanzenreich, H. 46.

— 1916: Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. Ber. Dt. Bot. Ges. **34:** 758—774.

— 1932: *Circaeaster* eine hochgradig reduzierte Ranunculacee. Beih. Bot. Zbl. **49:** 55—60.

— 1942/50: Die Stämme des Pflanzenreichs. In: Handbuch der Biologie, hrsg. von L. v. Bertalanffy, Bd. IV: Die Pflanze, S. 268—426, Potsdam.

Domke, W., 1934: Untersuchungen über die systematische und geographische Gliederung der Thymelaeaceen nebst einer Neubeschreibung ihrer Gattungen. Bibl. Bot. **27:** 1—151.

Drude, O., 1887: Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. In Schenk: Handb. d. Botanik, III/2, 175—496, Breslau.

Duchartre, P., 1877: Elements de Botanique. 2. Ed. Paris.

Eames, A. J., 1931: The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. Amer. J. Bot. **18:** 147—188.
— 1953: Floral anatomy as an aid in generic limitation. Chron. Bot. **14:** 126—132.
— 1961: Morphology of the Angiosperms. New York/Toronto/London.
Eckardt, Th., 1964 a: Zum Blütenbau der Angiospermen im Zusammenhang mit ihrer Systematik. Ber. Dt. Bot. Ges. **76:** (38)—(49). Bd. 1963.
— 1964 b: Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien. Phytomorphology **14:** 79—92.
Ehrenberg, L., 1945: Zur Kenntnis der Homologieverhältnisse in der angiospermen Blüte. Bot. Not. 1945: 438—444.
Eichler, A. W., 1878: Blüthendiagramme. II. Theil, Leipzig.
Emberger, L., 1960: Les végétaux vasculaires. In Chadefaud, M., & Emberger, L.: Traité de Botanique (systématique). T. II, Fasc. 1 und 2, Paris.
Endlicher, S. L., 1836/40: Genera plantarum. Bd. I, Wien.
Engard, C. J., 1944: Organogenesis in *Rubus*. Univ. Hawaii Res. Publ. **21:** 1—234.
Engler, A., 1887: Über die Familie der Lactoridaceae. Bot. Jb. **8:** 53—56.
— 1926: Angiospermae. In Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl. Bd. 14 a, Leipzig.
— 1964: A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd. II: Angiospermae. 12., völlig neubearb. Aufl., hrsg. von H. Melchior, Berlin-Nikolassee.
Engler-Diels, 1936: A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien. 11. Aufl. bearb. von L. Diels. Berlin.
Ernst, W. R., 1964: The genera of Berberidaceae, Lardizabalaceae, and Menispermaceae in the Southeastern United States. J. Arnold Arb. **45:** 1—35.
Exell, A. W., & Milne-Redhead, E., 1960: Ranunculaceae. In Flora Zambesiaca. Editors: A. W. Exell & H. Wild. Vol. 1, Part 1, p. 89—102. London.
Fedde, F., 1901: Versuch einer Monographie der Gattung *Mahonia*. Bot. Jb. **31:** 30—133.
Fedorov, A. A., Nikitin, A. A., & Pankova, I. A., 1950: Über die Entstehung des Perianths bei *Trollius asiaticus*. (Russ.) Priroda **12:** 52—54.
Firbas, F., 1962: Spermatophyta. In E. Strasburger: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. S. 509—649, 28. Aufl. Stuttgart.
Foerste, A. F., 1891: Abnormal phyllotactic conditions as shown by the leaves or flowers of certain plants. Bot. Gaz. **16:** 159—166.
Foster, A. S., 1959: The morphological and taxonomic significance of dichotomous venation in *Kingdonia uniflora* Balfour F. et W. W. Smith. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh **23:** 1—12.
— 1961: The floral morphology and relationship of *Kingdonia uniflora*. J. Arnold Arb. **42:** 397—415.
— 1963: The morphology and relationship of *Circaeaster*. J. Arnold Arb. **44:** 299—327.
Fries, R. E., 1959: Annonaceae. In Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfam. 2. Aufl. Bd. 17 a II, Berlin.
Gauthier, R., & Arros, J., 1963: L'anatomie de la fleur staminée de l'*Hillebrandia sandwicensis* Oliver et la vascularisation de l'etamine. Phytomorphology **13:** 115—127.
Gilg, E., & Schürhoff, P. N., 1932: Die Bedeutung des Saponinvorkommens innerhalb der Ranunculaceentribus der Anemoneae für die Pflanzensystematik. Ber. Dt. Pharm. Ges. **42:** 217—223.
Glück, H., 1919: Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena.
Goebel, K., 1886: Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüthen. Pringsheims Jb. Wiss. Bot. **17:** 207—296.

— 1922: Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abh., H. 1.
— 1933: Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. 3. Teil, Jena.
Goethe, J. W. v., 1790: Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha.
Gottschalk, W., 1963: Die morphologischen und genetischen Verhältnisse vergrünter Formen von *Verbascum* und *Pisum*. Beitr. Biol. Pflanzen **39:** 17—45.
Grégoire, V., 1938: La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. Cellule **47:** 285—452.
Gregory, W. C., 1939/41: Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae Juss. Trans. Amer. Philos. Soc. N. S. **31:** 443—497.
Gumppenberg, O. v., 1924: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blumenblätter mit besonderer Berücksichtigung der Nervatur. Bot. Arch. **7:** 448—490.
Gundersen, A., 1950: Families of Dicotyledons. Waltham, Massach.
Guttenberg, H. v., & Müller-Schröder, R., 1958: Untersuchungen über die Entwicklung des Embryos und der Keimpflanze von *Nuphar luteum* Smith. Planta **51:** 481—510.
Haccius, Barbara, 1950: Weitere Untersuchungen zum Verständnis der zerstreuten Blattstellungen bei den Dikotylen. Sitz.-Ber. Heidelberger Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1950, 6. Abh.: 289—337.
Hallier, H., 1912: L'origine et le système phylétique des angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Néerl. Sci. Exact Natur. Ser. III B, **1:** 146—234.
Hamann, U., 1963: Vorschläge für eine Ergebnisdokumentation mit Hilfe von Lochkartenverfahren in der systematischen Botanik. Bot. Jb. **82:** 129—136.
Heinricher, E., 1881: Beiträge zur Pflanzenteratologie. Sitz.-Ber. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Abt. I, **84:** 459—541.
Hemmingsen, A. M., 1956: Number and morphology of the nectaria in *Coptis trifolia*. Bot. T. **53:** 57—59.
Henderson, I. F., & Henderson, W. D., 1953: A dictionary of scientific terms. 5. Ed. Edinburgh, London.
Heslop-Harrison, J., 1959: Growth substances and flower morphogenesis. J. Linn. Soc. Bot. London **56:** 269—281.
Hiepko, P., 1965: Das zentrifugale Androeceum der Paeoniaceae. Ber. Dt. Bot. Ges. **77** (1964): 427—435.
Himmelbaur, W., 1913: Die Berberidaceen und ihre Stellung im System. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **89:** 733—796.
Hirmer, M., 1931: Zur Kenntnis der Schraubenstellung im Pflanzenreich. Planta **14:** 132—206.
— 1934: Neue Untersuchungen auf dem Gebiet der Organstellungen. Ber. Dt. Bot Ges. **52:** (26)—(50).
Hotchkiss, A. T., 1955: Chromosome numbers and pollen tetrad size in the Winteraceae. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales **80:** 47—53. (Zitiert nach Sampson 1964.)
Hutchinson, J., 1923: Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants. I. Kew Bull. 1923: 65—89.
— 1959: The families of flowering plants. 2 Vol. 2nd Ed. Oxford.
Huth, E., 1891: Revision der Arten von *Adonis* und *Knowltonia*. Helios **8:** 61—73.
— 1893: Revision der kleineren Ranunculaceen-Gattungen *Myosurus, Trautvetteria, Hamadryas, Glaucidium, Hydrastis, Eranthis, Coptis, Anemonopsis, Actaea, Cimicifuga* und *Xanthorrhiza*. Bot. Jb. **16:** 278—324.
Ito, T., 1888: *Ranzania:* A new genus of Berberidaceae. J. Bot. **26:** 302—303.
Jackson, B. D., 1928: A glossary of botanic terms with their derivation and accent. 4th. Ed. London.
Jäger, Irmgard, 1961: Vergleichend-morphologische Untersuchungen des Gefäß-

bündelsystems peltater Nektar- und Kronblätter sowie verbildeter Staubblätter. Österr. Bot. Z. **108:** 433—504.

Janchen, E., 1949: Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **108:** 1—82.

— 1950: Die Herkunft der Angiospermen-Blüte und die systematische Stellung der Apetalen. Österr. Bot. Z. **97:** 129—167.

Jayaweera, D. M. A., 1957: Variation in the flower of *Eugenia malaccensis*. J. Linn. Soc. Bot. London **55:** 721—728.

Jessen K., 1911: 6. Ranunculaceae. In: The structure and biology of artic flowering plants. I. Meddelelser om Grönland **36:** 335—440.

Johansen, D. A., 1940: Plant microtechnique. New York, London.

Kaeiser, Margaret, & Boyce, S. G., 1962: Embryology of *Liriodendron tulipifera* L. Phytomorphology **12:** 103—109.

Kaussmann, B., 1941: Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter. Bot. Arch. **42:** 503—572.

— 1963: Pflanzenanatomie. Jena.

Kaute, Ursula, 1963: Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums der Berberidaceen mit einem Anhang über die Rhizomknospe von *Plagiorhegma dubium*. Diss. Berlin.

Koso-Poljanski (Kozo-Poljanskij), B. M., 1922: Einführung in die phylogenetische Systematik der höheren Pflanzen. (Russ.) Woronesh.

Krečetovič, L. M., 1952: Die Probleme der Evolution der Pflanzenwelt. (Russ.) Moskva.

Kumazawa, M., 1930: Studies on the structure of Japanese species of *Ranunculus*. J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot. **2:** 297—343.

— 1930 a: Morphology and biology of *Glaucidium palmatum* Sieb. et Zucc. with notes on affinities to the allied genera *Hydrastis*, *Podophyllum* and *Diphylleia*. Ebenda **2:** 345—380.

— 1932: Morphological studies of *Anemonopsis*, *Actaea* and *Cimicifuga*. Ebenda **2:** 413—457.

— 1935: The structure and affinities of *Paeonia*. Bot. Mag. Tokyo **49:** 306—316.

— 1937: *Ranzania japonica* (Berberidac.). Its morphology, biology and systematic affinities. Jap. J. Bot. **9:** 55—70.

Lawrence, G. H. M., 1951: Taxonomy of vascular plants. New York.

Leinfellner, W., 1955: Beiträge zur Kronblattmorphologie V. Die Nektarblätter von *Berberis*. Österr. Bot. Z. **102:** 186—194.

— 1956: Die blattartig flachen Staubblätter und ihre gestaltlichen Beziehungen zum Bau-Typus des Angiospermen-Staubblattes. Österr. Bot. Z. **103:** 247—290.

— 1958: Beiträge zur Kronblattmorphologie VIII. Der peltate Bau der Nektarblätter von *Ranunculus*, dargelegt an Hand jener von *Ranunculus pallasii* Schlecht. Ebenda **105:** 184—192.

— 1959: Über die röhrenförmige Nektarschuppe an den Nektarblättern verschiedener *Ranunculus*- und *Batrachium*-Arten. Ebenda **106:** 88—103.

— 1963: Das Perigon der Liliaceen ist staminaler Herkunft. Österr. Bot. Z. **110:** 448—467.

— 1964: Zur Formenmannigfaltigkeit der Nektarschuppe von *Ranunculus glacialis*. Ebenda **111:** 78—83.

Lemesle, R., 1955: Contribution a l'étude de quelques familles de Dicotylédones considérées comme primitives. Phytomorphology **5:** 11—45.

Leppik, E. E., 1961: Phyllotaxis, anthotaxis and sematoxis. Acta Biotheoretica **14:** 1—28.

Li, Hui-Lin, 1955: Classification and phylogeny of Nymphaeaceae and allied families. Amer. Midl. Naturalist **54:** 33—41.

— 1963: Woody Flora of Taiwan. Narberth, Pennsylvania.

Lotsy, J. P., 1911: Vorträge über botanische Stammesgeschichte Bd. III: Cormophyta siphonogamia. Jena.

Markgraf, F., 1958: Berberidaceae. In Hegi, G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. 2. Aufl. Bd. IV/1: 1—11, München.

Mattfeld, J., 1938: Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter. Ber. Dt. Bot. Ges. **56:** 86—116.

McLean, R. C., & Ivimey-Cook, W. R., 1956: Textbook of theoretical botany. Vol. II. London, New York, Toronto.

Melville, R., 1963: A new theory of the Angiosperm flower: II. The Androecium. Kew Bull. **17:** 1—63.

Moseley Jr., M. F., 1958: Morphological studies of the Nymphaeaceae. I. The nature of the stamens. Phytomorphology **8:** 1—29.

— 1961: II. The flower of *Nymphaea*. Bot. Gaz. **122:** 233—259.

— 1963: The floral anatomy of *Nuphar* at anthesis. Amer. J. Bot. **50:** 622.

Müller, Luise, 1893: Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. Verh. Dt. Akad. Naturforsch. Halle **59.** (Zitiert nach Daumann 1930.)

Murbeck, S., 1918: Über staminale Pseudapetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone. Lunds Univ. Arsskr. NF 2, **14:** 1—58.

Nägeli, C. v., 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig.

Nast, Charlotte G., 1944: The comparative morphology of the Winteraceae. VI. Vascular anatomy of the flowering shoot. J. Arnold Arb. **25:** 454—466.

Nast, Charlotte G., & Bailey, I. W., 1945: Morphology and relationships of *Trochodendron* and *Tetracentron*. II. Inflorescence, flower, and fruit. J. Arnold Arb. **26:** 267—276.

Nelson, E., 1954: Gesetzmäßigkeiten der Gestaltswandlung im Blütenbereich. Ihre Deutung für das Problem der Evolution. Chernex-Montreux.

Němejc, F., 1956: On the problem of the origin and phylogenetic development of the Angiosperms. Acta Mus. Nat. Pragae **12 B:** 65—144.

Neumayer, H., 1924: Die Geschichte der Blüte. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien **14:** H. 1.

Nozeran, R., 1955: Contribution a l'étude de quelques structures florales (Essai de morphologie florale comparée). Ann. Sci. Natur., Bot. 11. Ser. **16:** 1—224.

Ovczinnikov (Ovčinnikov), P. N., 1940: *Buschia* — a new genus of the Ranunculaceae family. (Russ. mit engl. Zusammenfsg.) Bot. Ž. **25:** 334—340.

Ozenda, P., 1949: Recherches sur les dicotylédones apocarpiques. Ec. Norm. Sup. Publ. Lab. Biol., Paris.

Parkin, J., 1928: The glossy petal of *Ranunculus*. Ann. Bot. **42:** 739—755.

Pax, F., 1890: Allgemeine Morphologie der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Blütenmorphologie. Stuttgart.

Payer, J.-B., 1857: Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris.

Pervukhina (Pervuchina), N. V., 1963: On the position of *Trochodendron* in the phylogenetic system of Angiosperms. (Russ. mit engl. Zusammenfsg.) Bot. Ž **48:** 939—948.

Pervukhina, N. V., & Yoffe (Ioffe), M. D., 1962: The morphology of *Trochodendron* flower. (A contribution to the phylogeny of Angiosperms). (Russ. mit engl. Zusammenfsg.) Bot. Ž. **47:** 1709—1730.

Pijl, L. van der, 1960: Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. Evolution **14:** 403—416.

— 1961: II. Zoophilous flower classes. Evolution **15:** 44—59.

Plantefol, L., 1948: L'ontogénie de la fleur. (Fondaments d'une théorie florale nouvelle.) Ann. Sci. Natur., Bot. 11. Ser. **9:** 35—186.

Pluskal, F. S., 1849: Über Phytometamorphosen. Flora **32:** 529—539.

Prantl, K., 1887: Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunlaceen. Bot. Jb. **9:** 225—273. Bd. 1888.

— 1891: Magnoliaceae, Trochodendraceae, Anonaceae, Myristicaceae, Ranunculaceae, Lardizabalaceae, Berberidaceae, Menispermaceae und Calycanthaceae. In Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, 2. Abt. Leipzig.

Prazmo, W., 1960: Genetic studies on the genus *Aquilegia* L. I. Crosses between *Aquilegia vulgaris* L. and *Aquilegia ecalcarata* Maxim. Acta Soc. Bot. Pol. **29:** 57—78.

Pulle, A. A., 1952: Compendium van de Terminologie, Nomenclatuur en Systematiek der Zaadplanten. 3de Druk, Utrecht.

Puri, V., 1951: The rôle of floral anatomy in the solution of morphological problems. Bot. Rev. **17:** 471—553.

Rauh, W., & Reznik, H., 1951: Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen. I. Die Histogenese becherförmiger Blüten- und Infloreszenzachsen sowie der Blütenachsen einiger Rosoideen. Sitz.-Ber. Heidelberger Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1951, 3. Abh.

Remane, A., 1956: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. 2. Aufl. Leipzig.

Rendle, A. B., 1903: The origin of the perianth in seed plants. New Phytologist **2:** 66—72.

— 1956: The classification of flowering plants. Vol. 2. Reprinted, Cambridge.

Riedl, H., 1963: Revision der einjährigen Arten von *Adonis* L. Ann. Naturhist. Mus. Wien **66:** 51—90.

Roth, Ingrid, 1959: Histogenese und morphologische Deutung der Kronblätter von *Primula*. Bot. Jb. **79:** 1—16.

— 1962: Histogenese und morphologische Deutung der Kronblätter von *Armeria*. Portugaliae Acta Biol. **6:** 211—230.

Salisbury, E. J., 1919: Variation in *Eranthis hyemalis, Ficaria verna* and other members of the Ranunculaceae, with special reference to trimery and the origin of the perianth. Ann. Bot. **33:** 47—79.

— 1931: On the morphology and ecology of *Ranunculus parviflorus* L. Ann. Bot. **45:** 539—578.

Sampson, F. B., 1964: The floral morphology of *Pseudowintera*, the New Zealand member of the vesselless Winteraceae. Phytomorphology **13** (1963): 403—423.

Sass, J. E., 1951: Botanical microtechnique. 2nd Ed. Iowa.

Sattler, R., 1962: Zur Infloreneszenz- und Blütenentwicklung der Primulales sensu lato mit besonderer Berücksichtigung der Stamen-Petalum-Entwicklung. Bot. Jb. **81:** 358—396.

— 1964: Methodological problems in taxonomy. Syst. Zool. **13:** 19—27.

Schaeppi, H., & Frank, K., 1957: Blütenmorphologische Untersuchungen an *Callianthemum rutifolium* (Linné) C. A. Meyer. Phyton **7:** 228—240.

Schaffnit, K., 1904: Über die Nektarien der Ranunculaceen unter Berücksichtigung der Struktur der kronenartig gefärbten Blütenteile. Diss. Erlangen.

Schmidt, E., 1928: Untersuchungen über Berberidaceen. Beih. Bot. Zbl., 2. Abt. **45:** 329—396.

Schöffel, K., 1932: Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. Planta **17:** 315—371.

Schoute, J. C., 1935: On corolla aestivation and phyllotaxis of floral phylloms. Verh. Akad. Wet., Amst. Afd. Natuurk., Sect. II, **34:** 1—77.

Schrödinger, R., 1909: Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien **4:** 1—63.

Schulze, G. M., 1964: Das Anliegen der botanischen Terminologie in der Phytographie. Ber. Dt. Bot. Ges. **76:** (74)—(79).

Skvortzova (Skvorcova), N. T., 1958: A contribution to the anatomy of the flower of *Magnolia grandiflora* L. (Russ. mit engl. Zusammenfsg.) Bot. Ž. **43:** 401—408.

Smith, A. C., 1943 a: The american species of *Drimys*. J. Arnold Arb. **24:** 1—33.

— 1943 b: Taxonomic notes on the Old World species of Winteraceae. J. Arnold Arb. **24:** 119—164.

Smith, G. H., 1926: Vascular anatomy of Ranalian flowers. I. Ranunculaceae. Bot. Gaz. **82:** 1—29.

— 1928: II. Ranunculaceae (continued), Menispermaceae, Calycanthaceae, Annonaceae. Bot Gaz. **85:** 152—177.

Soó, R., 1953: Die modernen Grundsätze der Phylogenie im neuen System der Blütenpflanzen. Acta Biol. Acad. Sci. Hung. Budapest **4:** 257—306.

Sprague, T. A., 1925: The classification of Dicotyledons. I. General principles. — II. Evolutionary progressions. J. Bot. **63:** 9—13, 105—113.

Stearn, W. T., 1938: *Epimedium* and *Vancouveria* (Berberidaceae), a monograph. J. Linn. Soc. London, Bot. **51:** 409—535.

Stern, F. C., 1946: A study of the genus *Paeonia*. London.

Steward, A. N., Dennis, La Rea J., & Gilkey, H. M., 1963: Aquatic plants of the Pacific Northwest. Corvallis, Oregon.

Swamy, B. G. L., & Bailey, I. W., 1949: The morphology and relationships of *Cercidiphyllum*. J. Arnold Arb. **30:** 187—210.

Takhtajan, A., 1959: Die Evolution der Angiospermen. Jena.

Tamura, M., 1963: Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae I. Sci. Rep. **11:** 115—126.

Tanabe, K., 1960: Plants of Japan in their environment. Vol. I: Horizontal and vertical distribution. Hoikusha.

Tepfer, S. S., 1953: Floral anatomy and ontogeny in *Aquilegia formosa* var. *truncata* and *Ranunculus repens*. Univ. California Publ. Bot. **25:** 513—647.

Tepfer, S. S., Greyson, R. I., Craig, W. R., & Hindman, J. L., 1963: In vitro culture of floral buds of *Aquilegia*. Amer. J. Bot. **50:** 1035—1045.

Terracciano, A., 1897/98: Revisione monografica delle specie del genere *Nigella*. Boll. R. Orto Bot. **1/2:** 1—62.

Tischler, G., 1902: Die Berberidaceen und Podophyllaceen. Versuch einer morphologisch-biologischen Monographie. Bot. Jb. **31:** 596—727.

Tören, J., 1950: Les caractères morphologiques, anatomiques et cytologiques de *Bongardia chrysogonum* Boiss. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, **15:** 239—263.

— 1963: Recherches sur les Berberidaceae de la Turquie. I. Caractères morphologiques et anatomiques du *Leontice leontopetalum* L. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B, **26** (1961): 125—162.

Trapl, S., 1912: Morphologische Studien über den Bau und das Diagramm der Ranunculaceenblüte. Beih. Bot. Zbl. Abt. I, **28:** 247—281.

Troll, W., 1927: Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter. Flora **22:** 57—75.

— 1928: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin.

— 1957: Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. 2. Teil: Die blühende Pflanze. Jena.

— 1959: Allgemeine Botanik. 3. Aufl. Stuttgart.

Tucker, Shirley C., 1959: Ontogeny of the inflorescence and the flower in *Drimys winteri* var. *chilensis*. Univ. California Publ. Bot. **30:** 257—336.
— 1960: Ontogeny of the floral apex of *Michelia fuscata*. Amer. J. Bot. **47:** 266—277.
Turrill, W. B., 1949: *Ranzania japonica*. Bot. Mag. **166:** tab. 76, London.
Ulbrich, E., 1905/06: Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. Bot. Jb. **37:** 172—334.
— 1906: Ranunculaceae andinae. In I. Urban: Plantae novae andinae imprimis Weberbauerianae I. Bot. Jb. **37:** 400—408.
Uphof, J. C. T., 1959: Eupomatiaceae. In Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfam. 2. Aufl. Bd. 17 a II, Berlin.
Velenovsky, J., 1910: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. III. Teil, Prag.
Walter, H., 1961: Einführung in die Phytologie. Bd. II, Grundlagen des Pflanzensystems. 3. Aufl. Stuttgart.
Wang, W. T., 1964: Duo genera nova ranunculacearum sinensium. Acta Phytotaxonomica Sinica **9:** 103—108.
Wardlaw, C. W., 1961: Morphology. In MacLeod, Anna M., & Cobley, L. S.: Contemporary botanical thought. S. 1—26. Edinburgh, London.
Warming, E., 1879: Haandbog i den systematiske botanik. Kjøbenhavn.
Weber, H., 1950: Über den morphologischen Wert der Blumenblätter. Phyton **2:** 291—298.
Wettstein, R. v., 1935: Handbuch der systematischen Botanik. 2. Bd., 4. Aufl. Leipzig und Wien.
Wilson, C. L., & Just, T., 1939: The morphology of the flower. Bot Rev. **5:** 97—131.
Wood Jr., C. E., 1958: The genera of the woody Ranales in the Southeastern United States. J. Arnold Arb. **39:** 297—346.
Worsdell, W. C., 1903: The origin of the perianth of flower, with special reference to the Ranunculaceae. New Phytologist **2:** 42—48.
— 1908: The affinities of *Paeonia*. J. Bot. **46:** 114—116.
Zimmermann, W., 1957: Phylogenie der Blüte. Phyton **7:** 162—182.
— 1959: Die Phylogenie der Pflanzen. 2. Aufl. Stuttgart.
— 1963: Gibt es außer dem phylogenetischen System „natürliche" Systeme der Organismen? Biol. Zbl. **82:** 525—568.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 31. August 1964.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Paul Hiepko, Institut für Syst. Botanik u. Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin, 1 Berlin 33, Königin-Luise-Straße 6—8.

Tafelerklärungen

Die abgebildeten Phyllome sind in der Regel in Ventralansicht dargestellt, d. h. mit Blick auf die adaxiale Seite. Liegt eine Dorsalansicht vor, so wird es besonders vermerkt.

Erklärung der bei den Abbildungen und Tafeln verwendeten Abkürzungen:

a	Achse	pi	Pistill
br	Braktee (Tragblatt)	Q	Querzone
DS	Dorsalspreite	sep	Sepalum
karp	Karpell	stam	Stamen
L	Lateral- oder Seitennerv	tep	Tepalum
M	Medianus	vb	Vorblatt (Brakteole)
pet	Petalum	VS	Ventralspreite

Tafel 22

Fig. 9. *Nandina domestica.* Teil eines Blütenlängsschnittes, die sklerenchymatische Struktur der Rinde der Blütenachse im Bereich der Sepalen zeigend (Pfeile).

Fig. 10. *Nandina domestica.* Oberer Teil eines medianen Längsschnittes einer Blütenanlage.

Fig. 11. *Mahonia bealei.* Anlage einer floralen Achselknospe median längs. Periklinalteilungen auch im Subdermatogen!

Fig. 12. *Mahonia bealei.* Junger floraler Vegetationskegel median längs.

Tafel 23

Fig. 13—17. *Mahonia bealei.* Stadien der Blütenentwicklung im medianen Längsschnitt. Nähere Erläuterungen im Text.

Tafel 24

Fig. 18. *Nuphar luteum.* Junge Blütenanlage median längs. Die Petalenanlagen sind von denen der Stamina nicht zu unterscheiden.

Fig. 19—23. *Nymphaea alba.* Stadien der Blütenentwicklung im medianen Längsschnitt. Nähere Erläuterungen im Text.

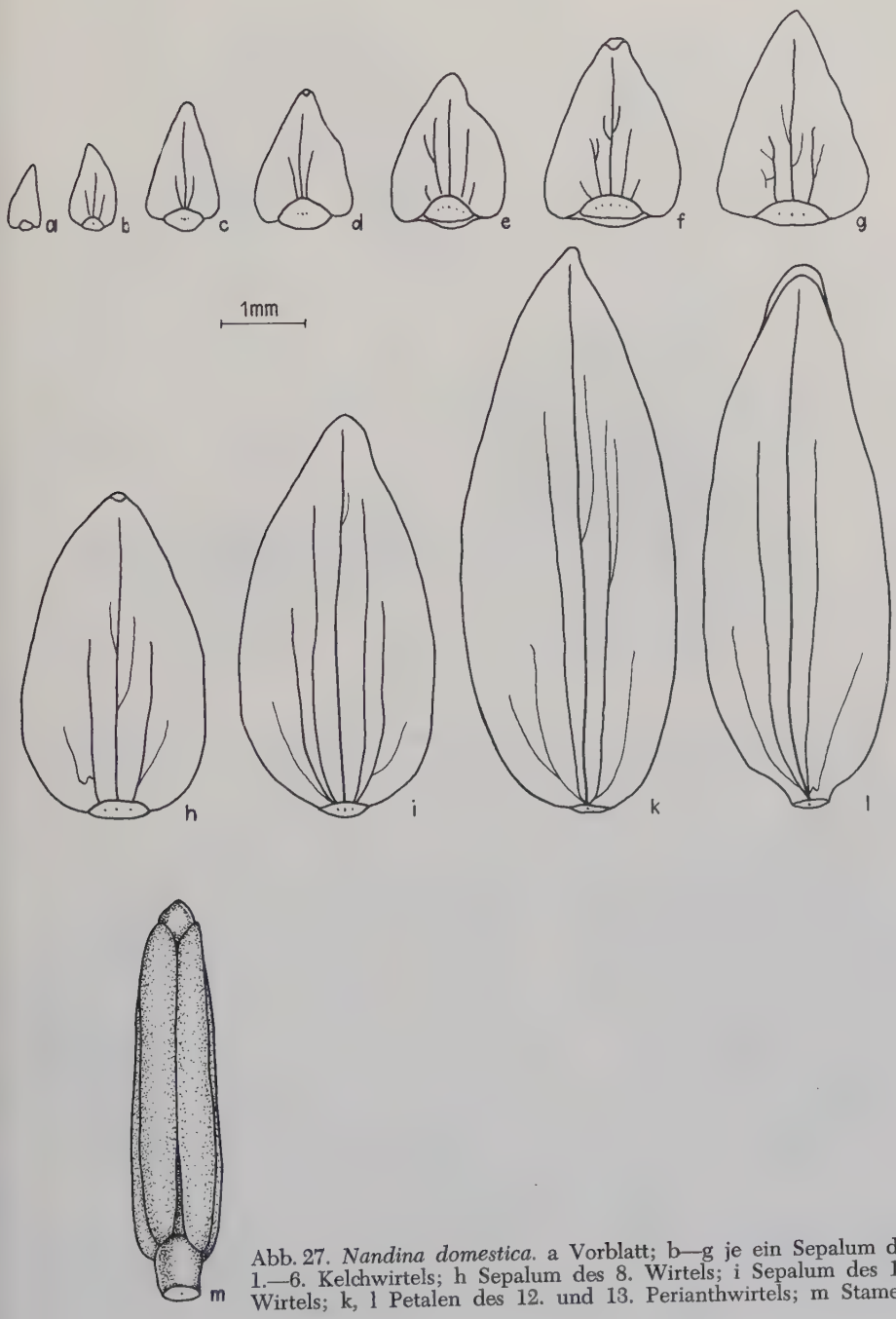


Abb. 27. *Nandina domestica.* a Vorblatt; b—g je ein Sepalum des 1.—6. Kelchwirtels; h Sepalum des 8. Wirtels; i Sepalum des 10. Wirtels; k, l Petalen des 12. und 13. Perianthwirtels; m Stamen.

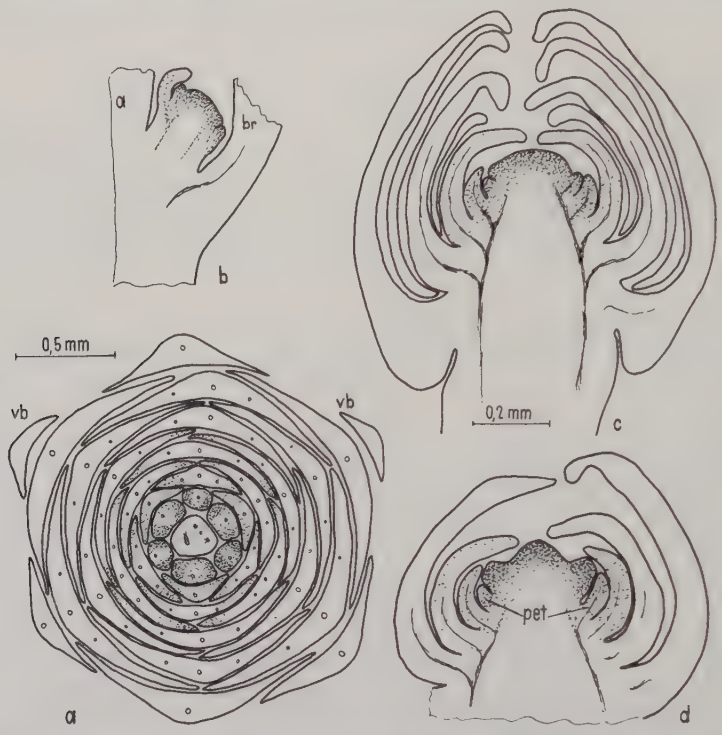


Abb. 28. *Nandina domestica.* a Querschnitt einer Blütenknospe mit 10 Perianthwirteln; b junge Blütenanlage median längs; c, d Längsschnitte älterer Blütenknospen, in d nur der obere Teil gezeichnet.

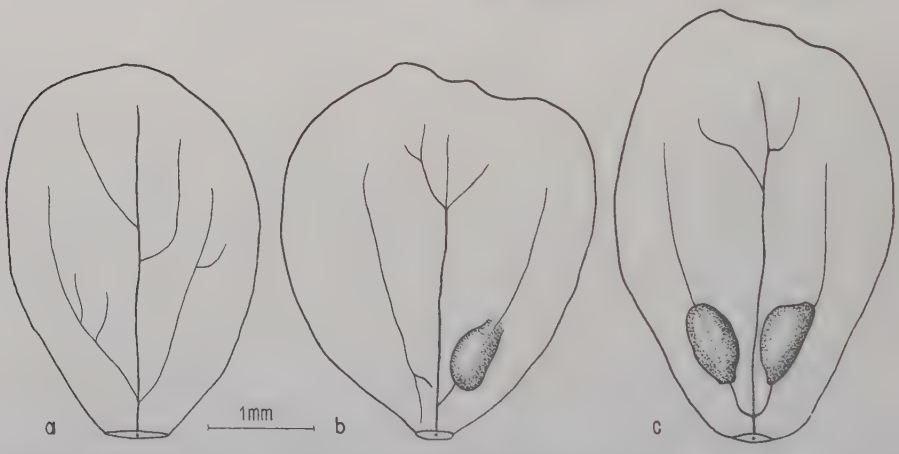


Abb. 29. *Berberis vulgaris.* a Sepalum; b Zwischenform mit einem Nektarium; c Petalum mit 2 Nektarien.

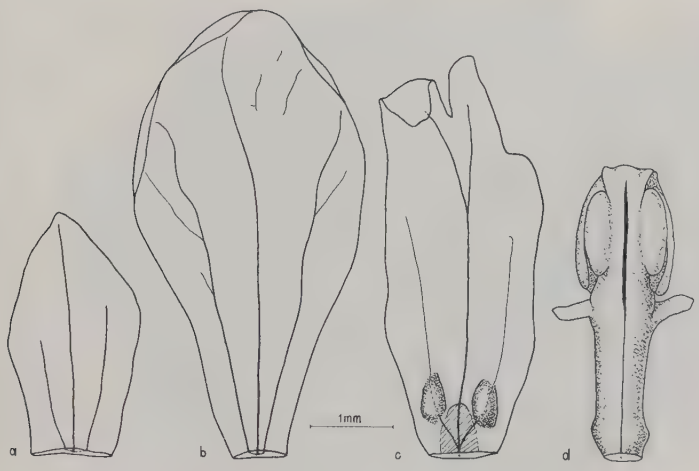


Abb. 30. *Mahonia gracilis.* a Sepalum des 1. Kelchwirtels; b Sepalum des 3. Kelchwirtels; c Petalum, in dem schraffierten Bereich ist das Petalum mit dem Staubblatt (d) verwachsen.

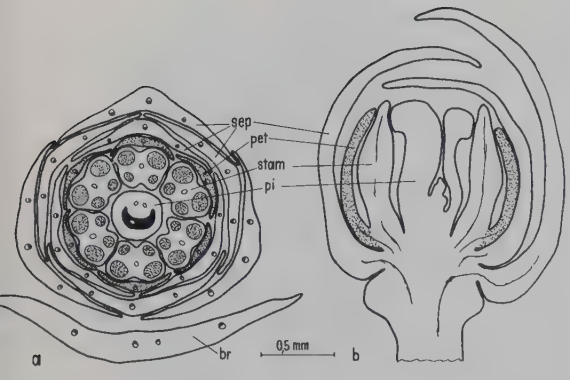


Abb. 31. *Mahonia bealei.* a Querschnitt einer Blütenknospe; b medianer Längsschnitt einer gleichaltrigen Blüte.

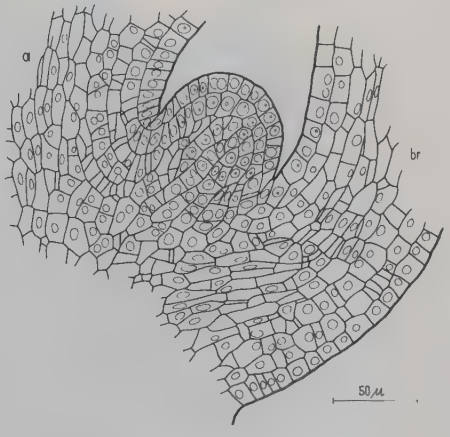


Abb. 32. *Mahonia bealei.* Junger floraler Vegetationskegel median längs.

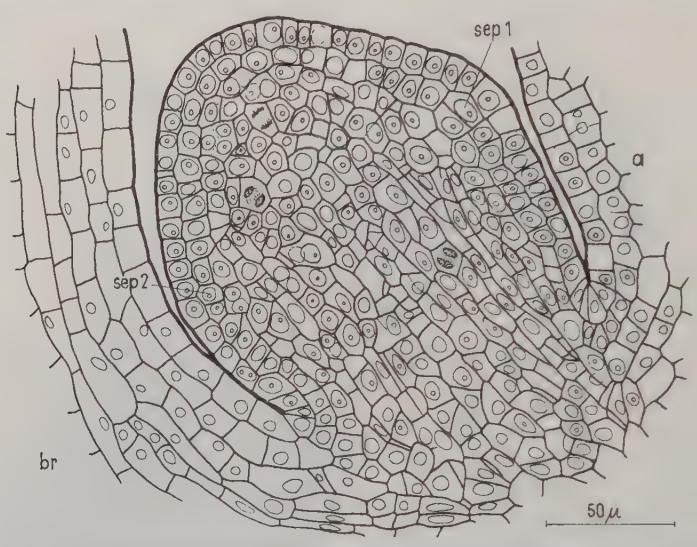


Abb. 33. *Mahonia bealei.* Blütenanlage median längs. Erklärung im Text.

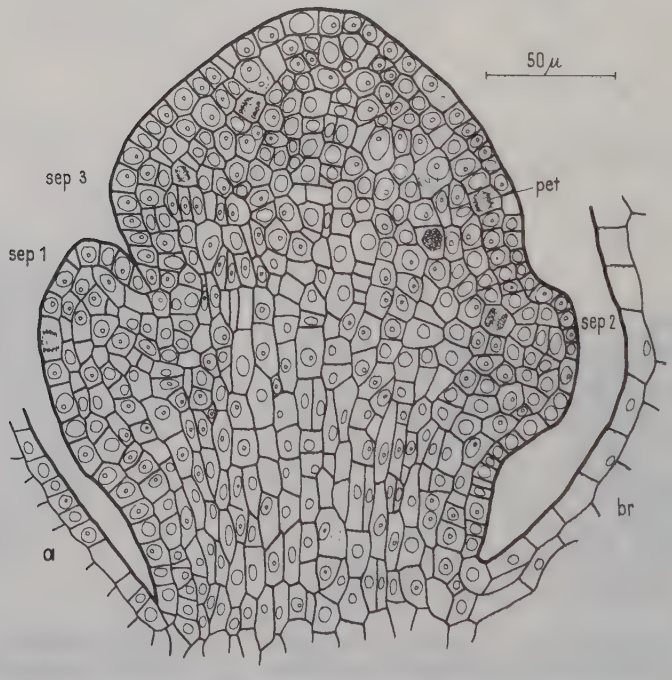


Abb. 34. *Mahonia bealei.* Medianer Längsschnitt durch eine Blütenanlage nach Anlegung der Sepalen.

Abb. 35. *Mahonia bealei.* a Blütenanlage median längs; b abaxialer Teil des gleichen Schnittes, stärker vergrößert, die Initialteilungen für die Anlage eines Petalums im Subdermatogen zeigend.

Abb. 37. *Mahonia bealei.* a Medianer Längsschnitt einer Blütenanlage; b adaxialer Teil des Schnittes stärker vergrößert.

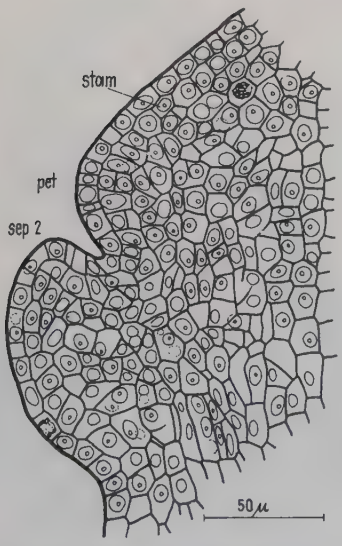


Abb. 36. *Mahonia bealei.* Abaxialer Teil eines medianen Längsschnittes einer Blütenanlage, die Initialteilung für die Anlage eines Staubblattes zeigend.

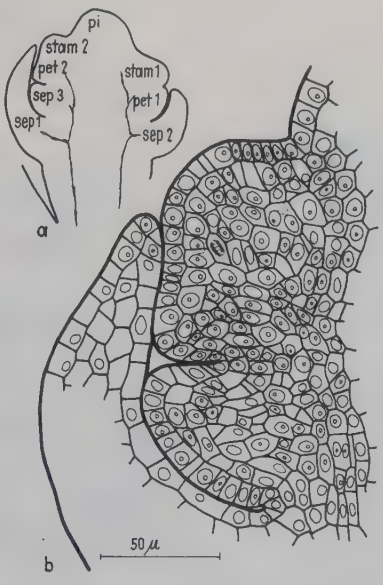


Abb. 38. *Mahonia bealei.* a Medianer Längsschnitt einer Blütenanlage; b adaxialer Ausschnitt, stärker vergrößert, die gemeinsame Aufwölbung von Petalen- und Staubblattprimordium zeigend.

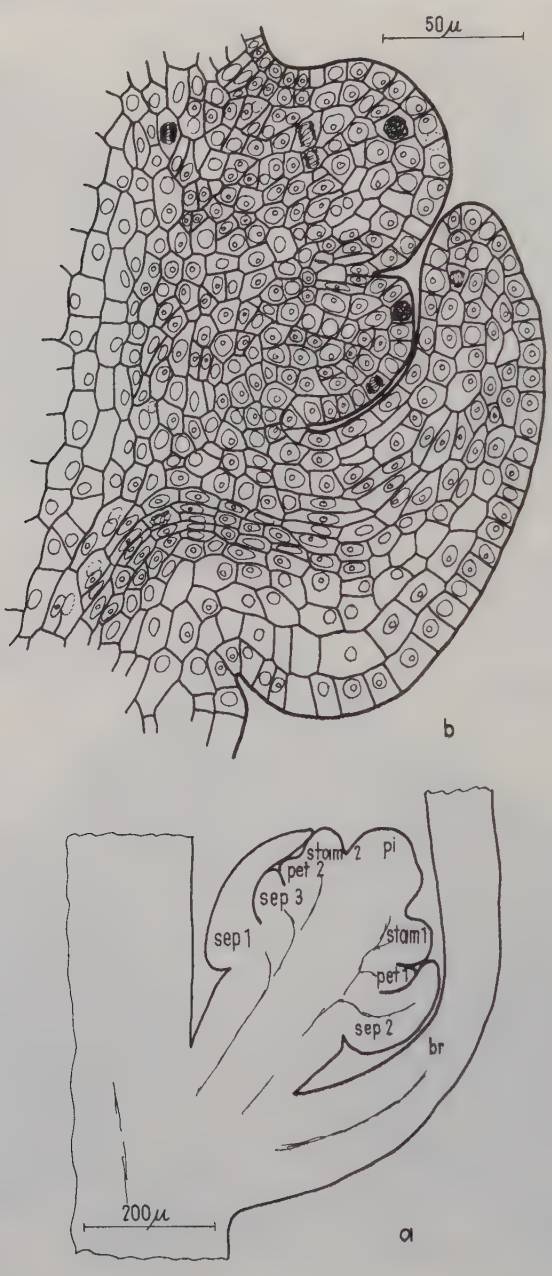


Abb. 39. *Mahonia bealei*: a Medianer Längsschnitt einer älteren Blütenanlage; b abaxialer Ausschnitt, stärker vergrößert.

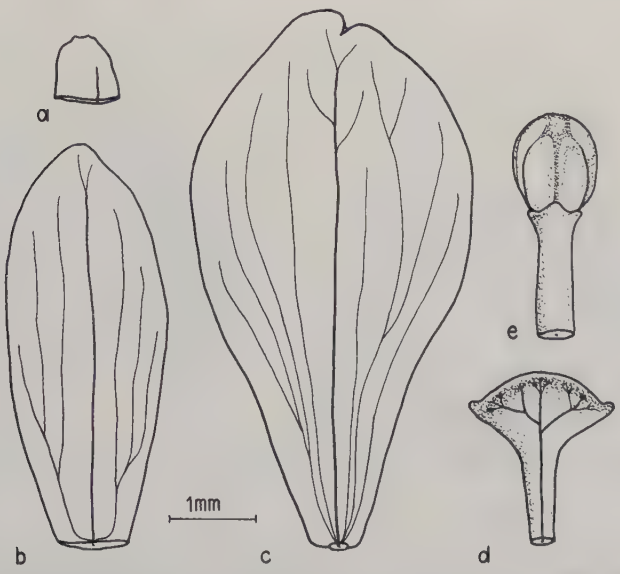


Abb. 40. *Caulophyllum thalictroides.* a, b Sepalen des 1. Kelchwirtels; c Sepalum des 3. Kelchwirtels; d Petalum; e Stamen.

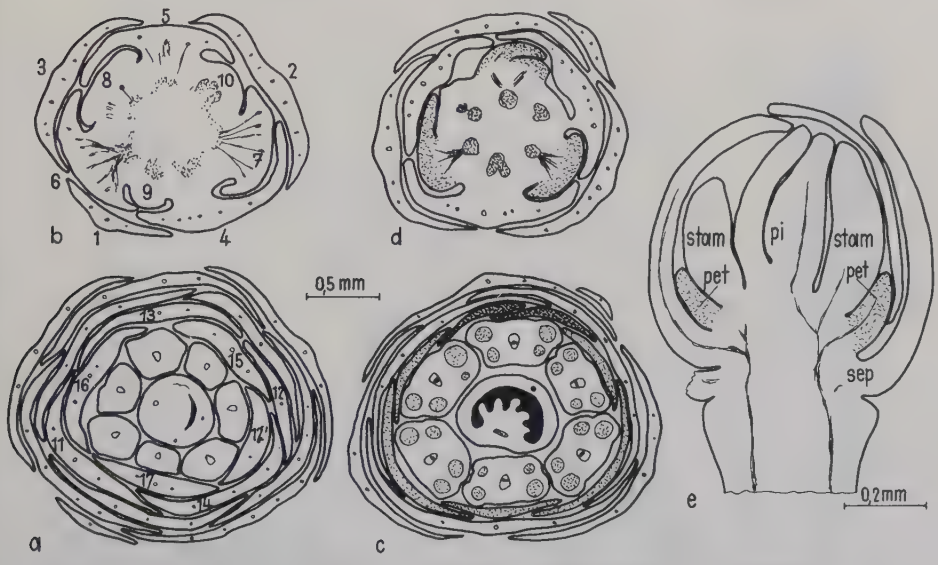


Abb. 41. *Plagiorhegma dubium.* a Knospenquerschnitt einer Terminalblüte mit der Formel K 10 C 8 A 7; b Querschnitt derselben Knospe, die schraubige Anordnung der Sepalen zeigend; c, d Querschnitte einer trimer-zyklischen Seitenblüte, in d (oben) Dédoublement eines Petalums; e medianer Längsschnitt einer jungen Blütenknospe, Petalen punktiert.

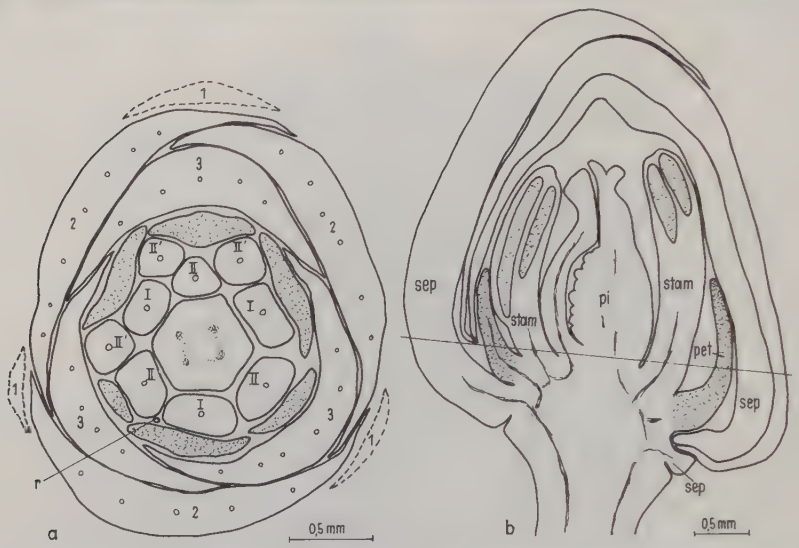


Abb. 42. *Podophyllum peltatum.* a Querschnitt einer Blütenknospe mit 3 Kelchwirteln; die kleinen Sepalen des äußeren Wirtels sind nicht angeschnitten und deshalb gestrichelt eingezeichnet. Dédoublement im Androeceum; r = rudimentäres Staubblatt; b Längsschnitt einer etwa gleichaltrigen Blütenknospe, Petalen punktiert; Orientierung des Querschnittes eingezeichnet.

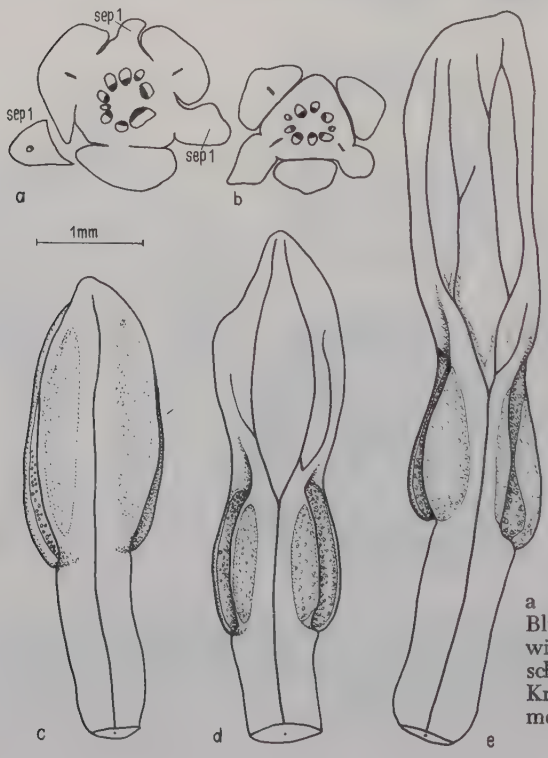


Abb. 43. *Diphylleia cymosa.* a Querschnitt an der Basis einer Blütenknospe, den äußeren Wirtel winziger Sepalen zeigend; b Querschnitt an der Basis einer anderen Knospe mit nur 2 Blättchen; c Stamen; d, e halbpetaloide Stamina.

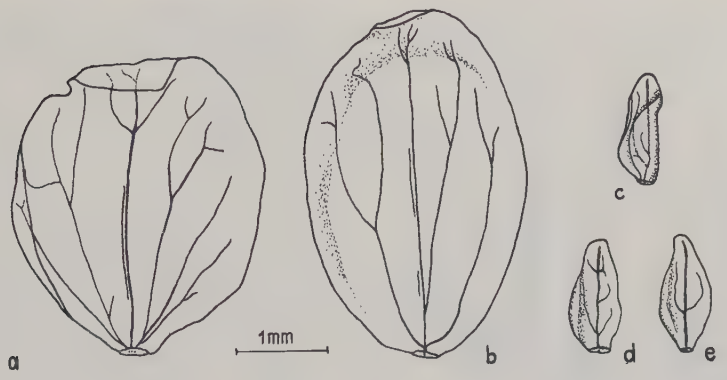


Abb. 44. *Boquila trifoliolata* ♂. a äußeres Sepalum; b inneres Sepalum; c—e Petalen.

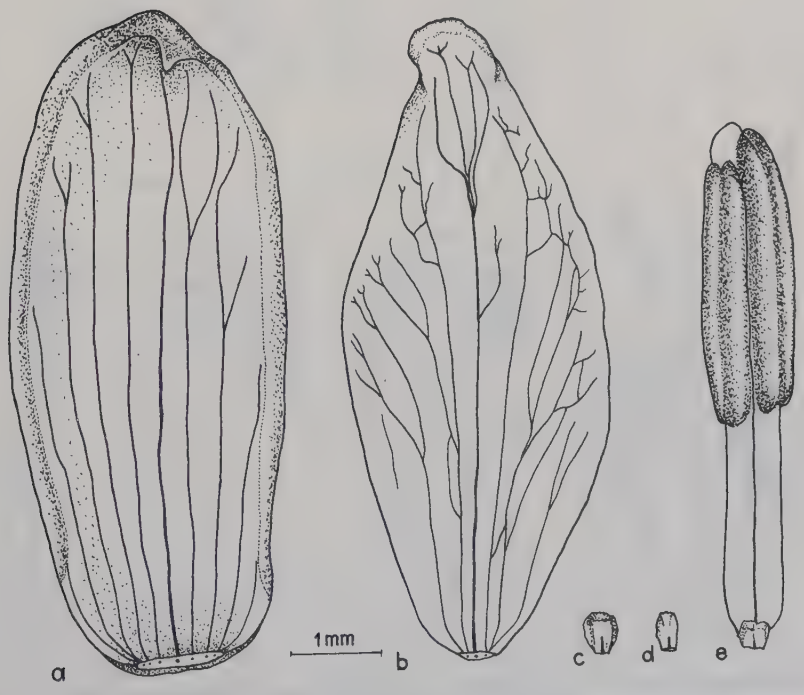


Abb. 45. *Holboellia latifolia* ♂. a äußeres Sepalum; b inneres Sepalum; c äußeres und d inneres Petalum; e Staubblatt mit Petalum, Dorsalansicht!

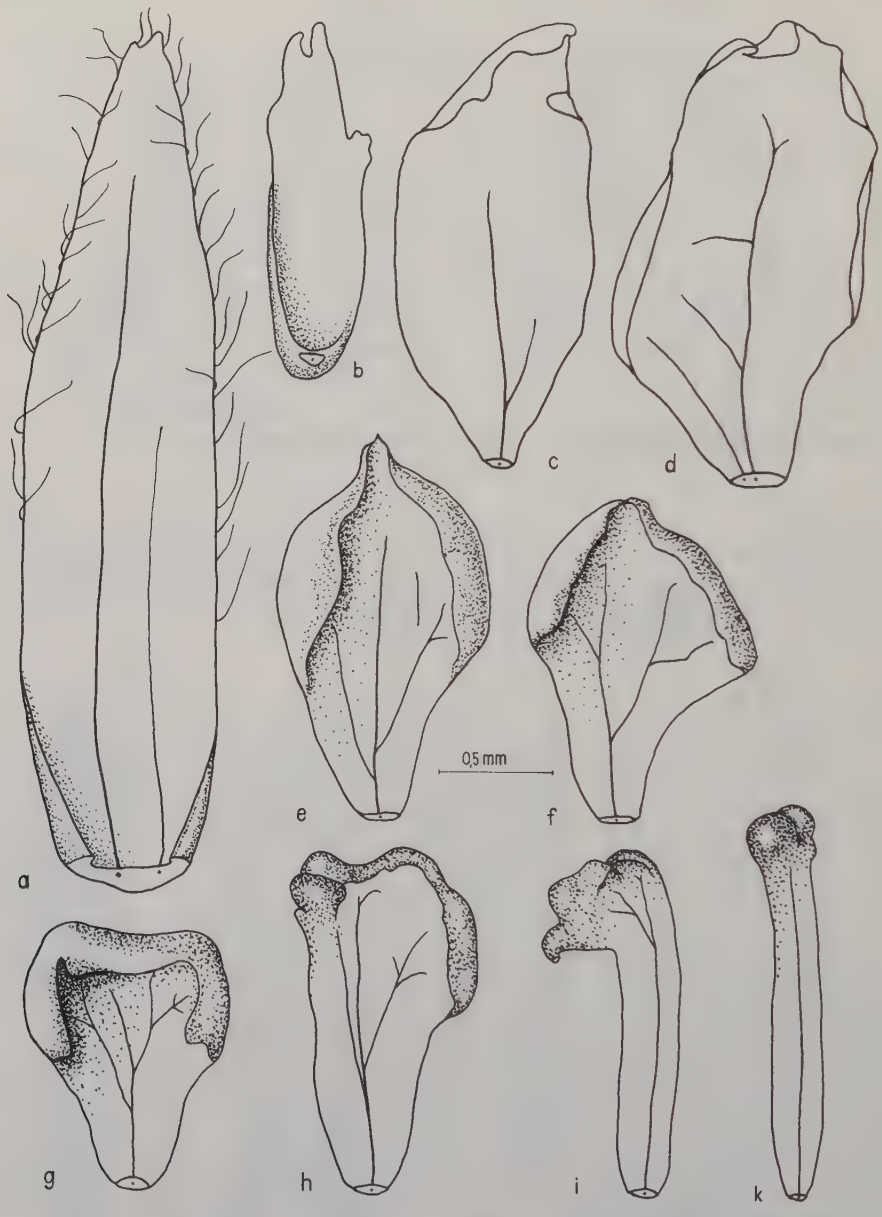


Abb. 46. *Menispermum canadense* ♀. a Tragblatt einer Partialinfloreszenz; b Tragblatt einer Einzelblüte; c—k Phyllome einer Blüte: c—e Sepalen; f Übergangsblatt; g Petalum; h, i halbpetaloide Staminodien; k typisches Staminodium.

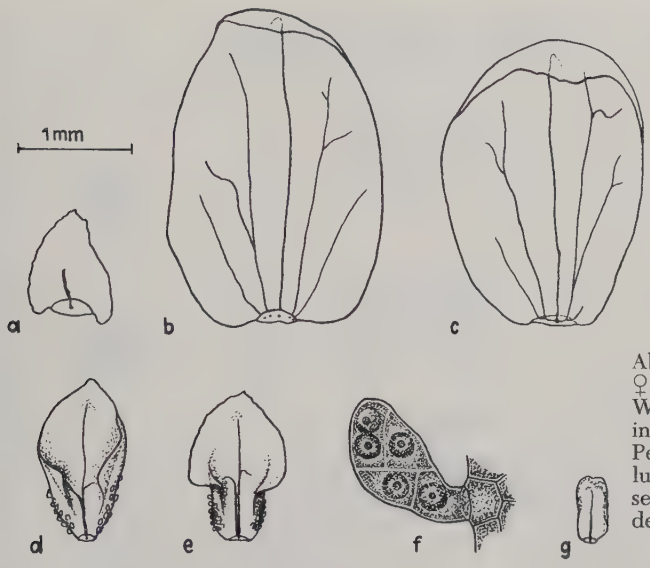


Abb. 47. *Tinospora crispa* ♀. a Sepalum des äußeren Wirtels; b, c Sepalen des inneren Wirtels; d äußeres Petalum; e inneres Petalum; f mehrzelliges Drüsenhaar vom unteren Teil des Petalums; g Staminodium.

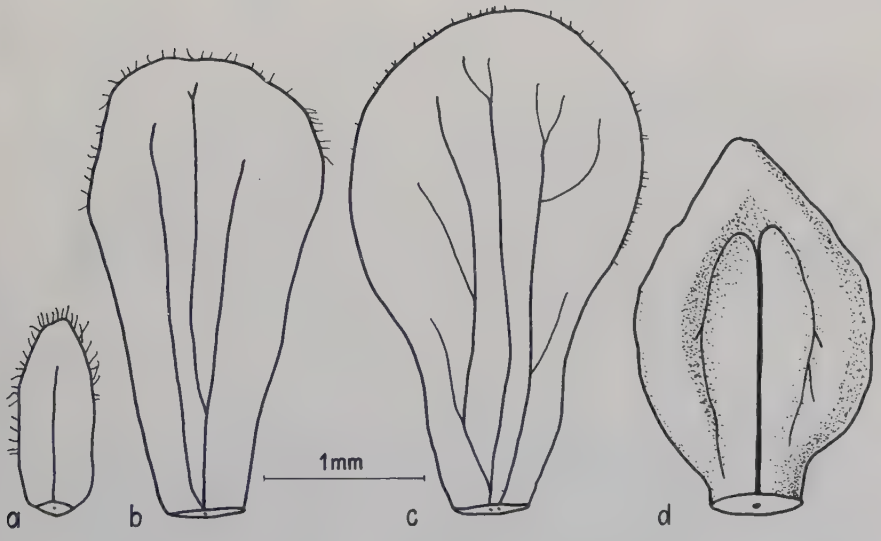


Abb. 48. *Penianthus zenkeri* ♂. a äußeres Sepalum; b mittleres Sepalum; c inneres Sepalum; d Petalum.

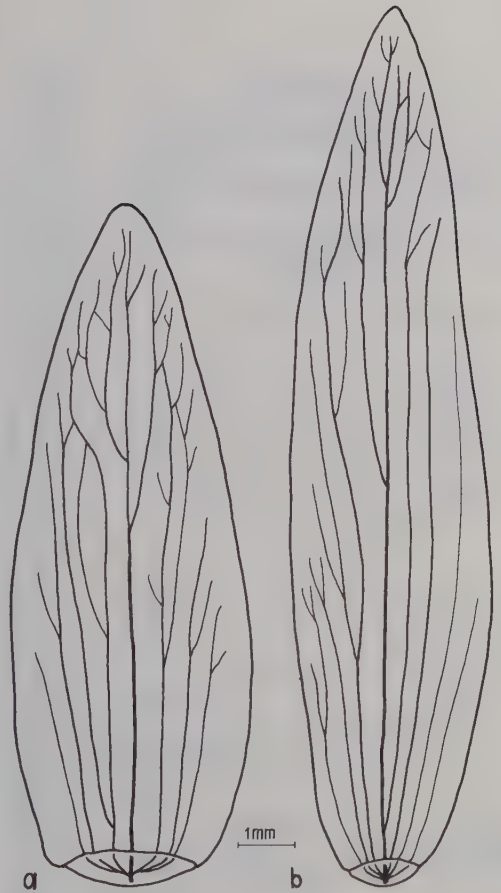


Abb. 49. *Brasenia schreberi.*
a äußeres Tepalum; b inneres Tepalum.

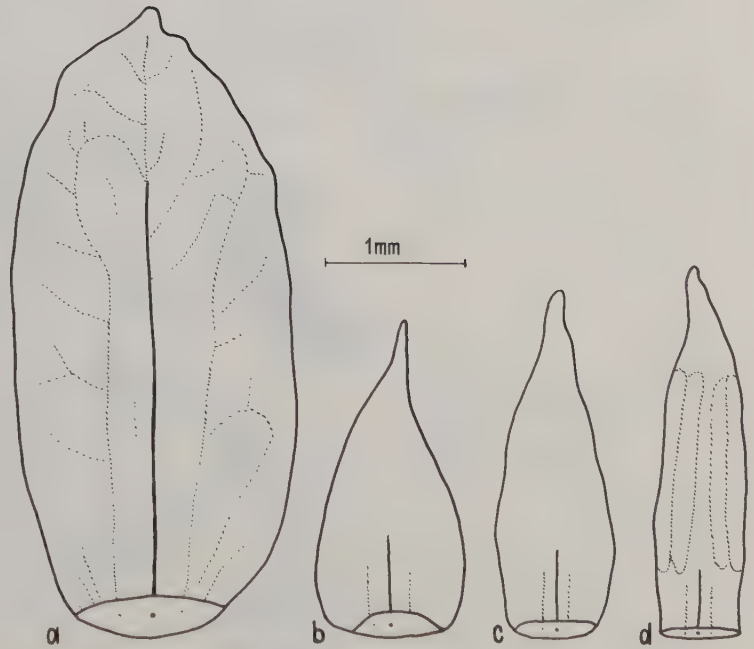


Abb. 50. *Victoria amazonica.* a jüngstes Petalum aus einer Blütenknospe; b, c Staminodien derselben Knospe; d junges Staubblatt.

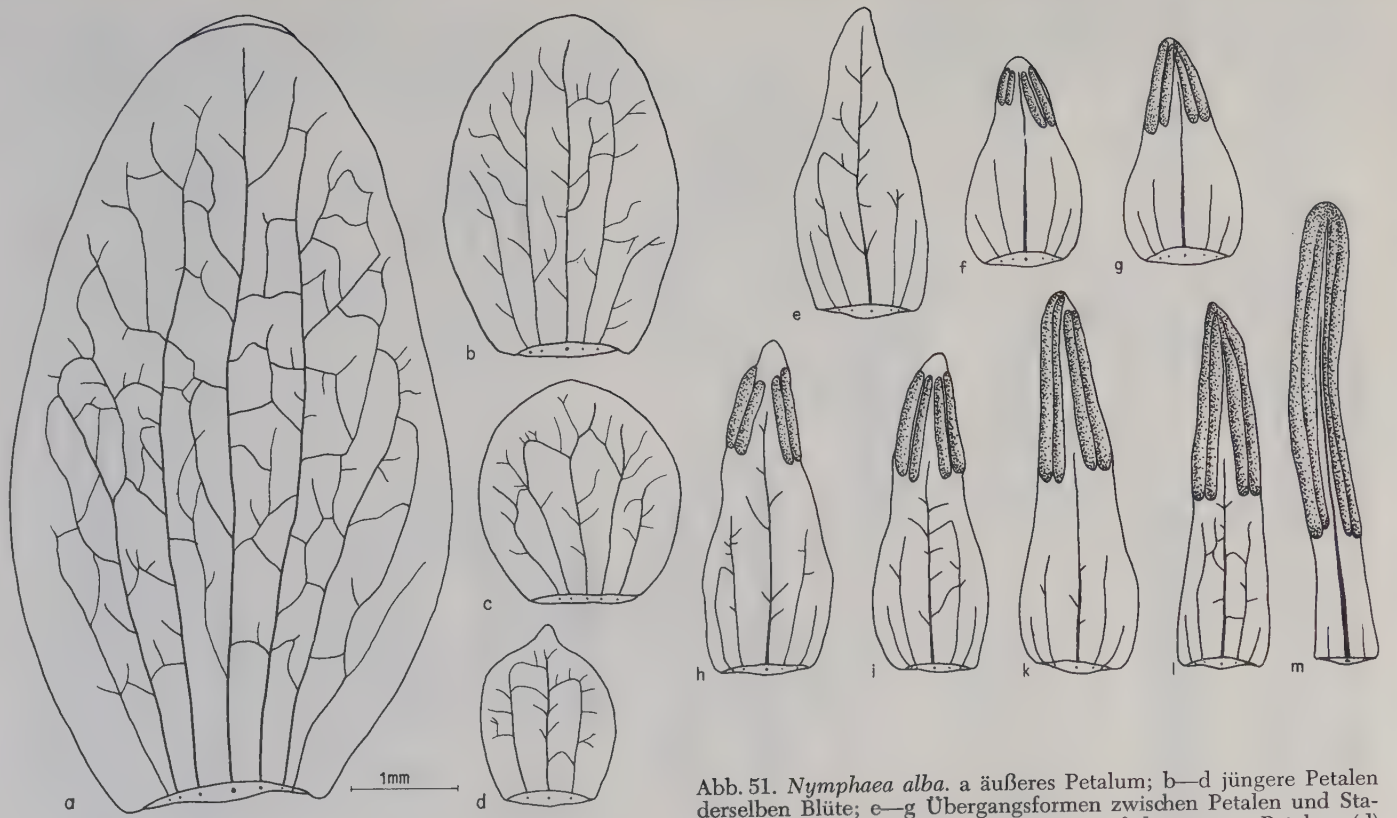


Abb. 51. *Nymphaea alba*. a äußeres Petalum; b—d jüngere Petalen derselben Blüte; e—g Übergangsformen zwischen Petalen und Stamina aus anderen Blüten; h das erste, auf das jüngste Petalum (d) folgende Staubblatt; i—m Übergänge zu dem typischen Staubblatt.

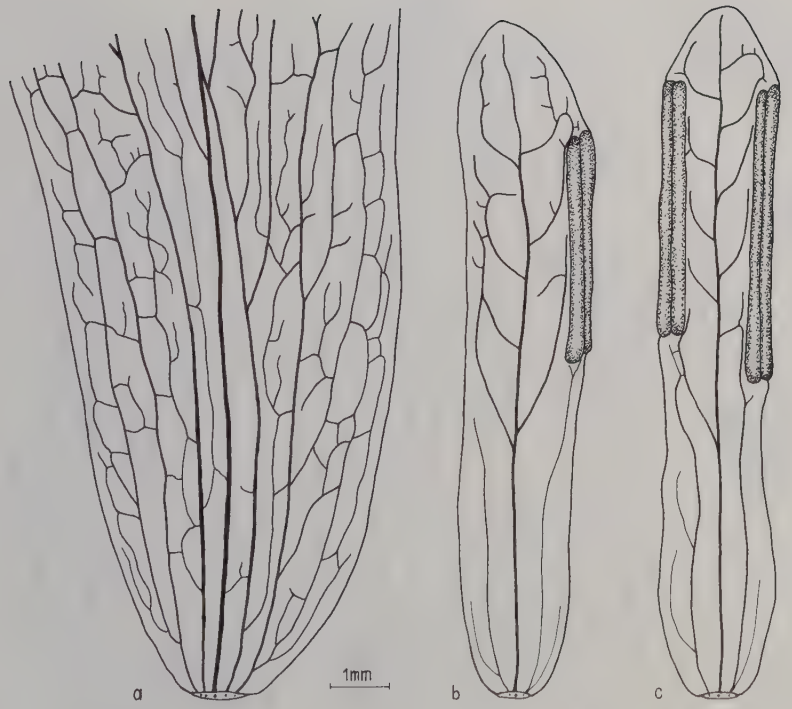


Abb. 52. *Magnolia stellata*. a Basalteil eines inneren Tepalums; b, c halbverlaubte Stamina; d typisches Staubblatt.

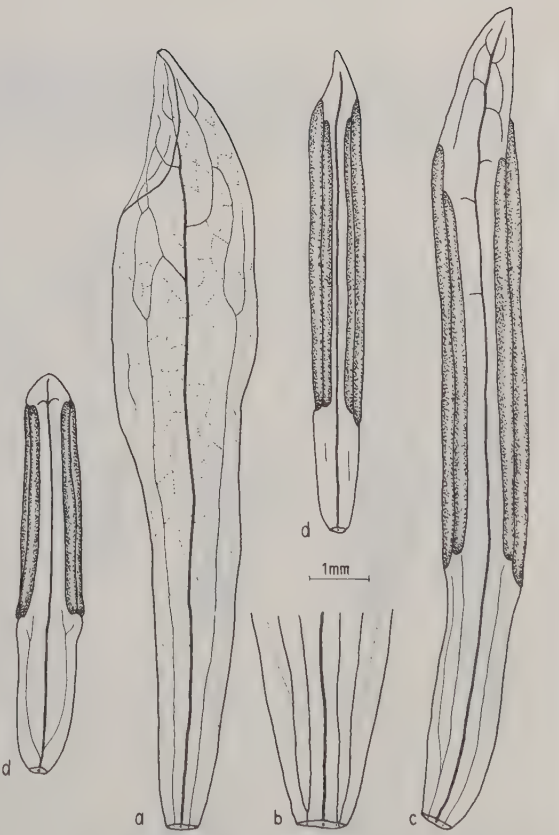


Abb. 53. *Michelia champaca*. a inneres Tepalum einer älteren Blütenknospe; b Basalteil eines mittleren Tepalums; c äußeres Staubblatt; d typisches Staubblatt. Die punktiert eingezeichneten Nerven sind noch nicht voll ausdifferenziert.

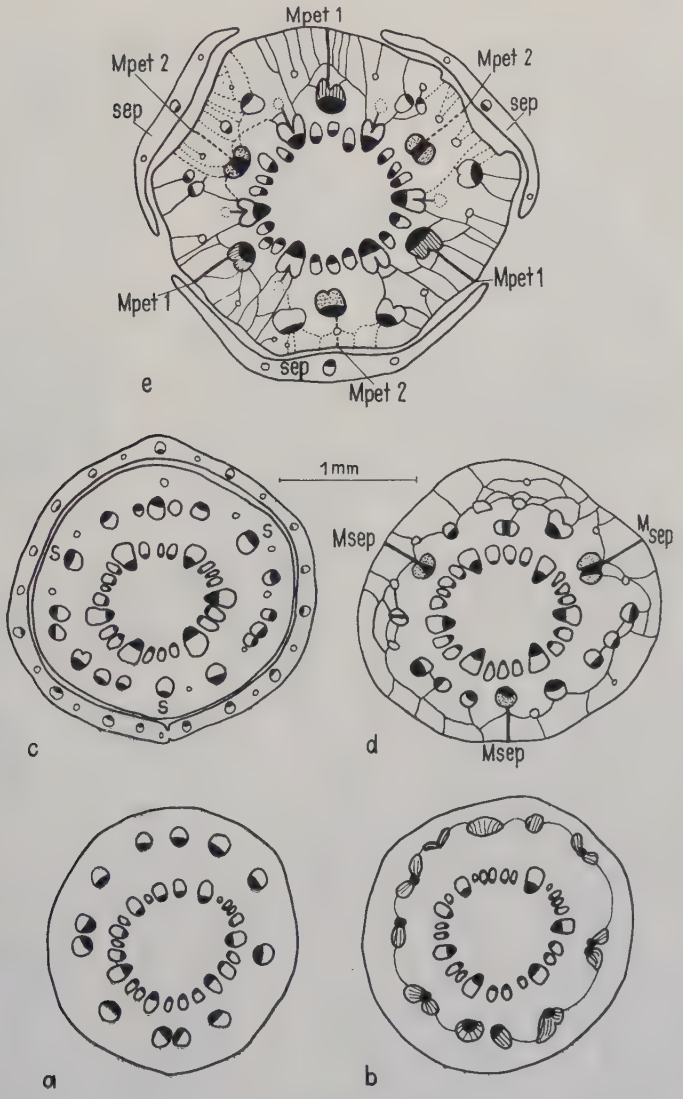


Abb. 54. *Magnolia acuminata*. Querschnittfolge einer Blüte zur Illustration der Perianthinnervierung. a Blütenstielquerschnitt; b Verschmelzung der kortikalen Leitbündel kurz unterhalb der Hochblatthülle; c Querschnitt durch den Blütenstiel und die diesen umgebende Hochblatthülle; d Sepalen-Innervierung; die oberhalb der Schnittebene ausgebildeten Anastomosen werden durch Striche angedeutet; Msep = Medianus eines Sepalums; e Querschnitt oberhalb des Sepalenansatzes, die Innervierung der beiden Petalenwirtel zeigend. Die zu den Petalen des 2. Kronwirtels ziehenden Leitbündel sind gestrichelt gezeichnet. Mpet = Medianus eines Petalums. Weitere Erklärungen im Text.

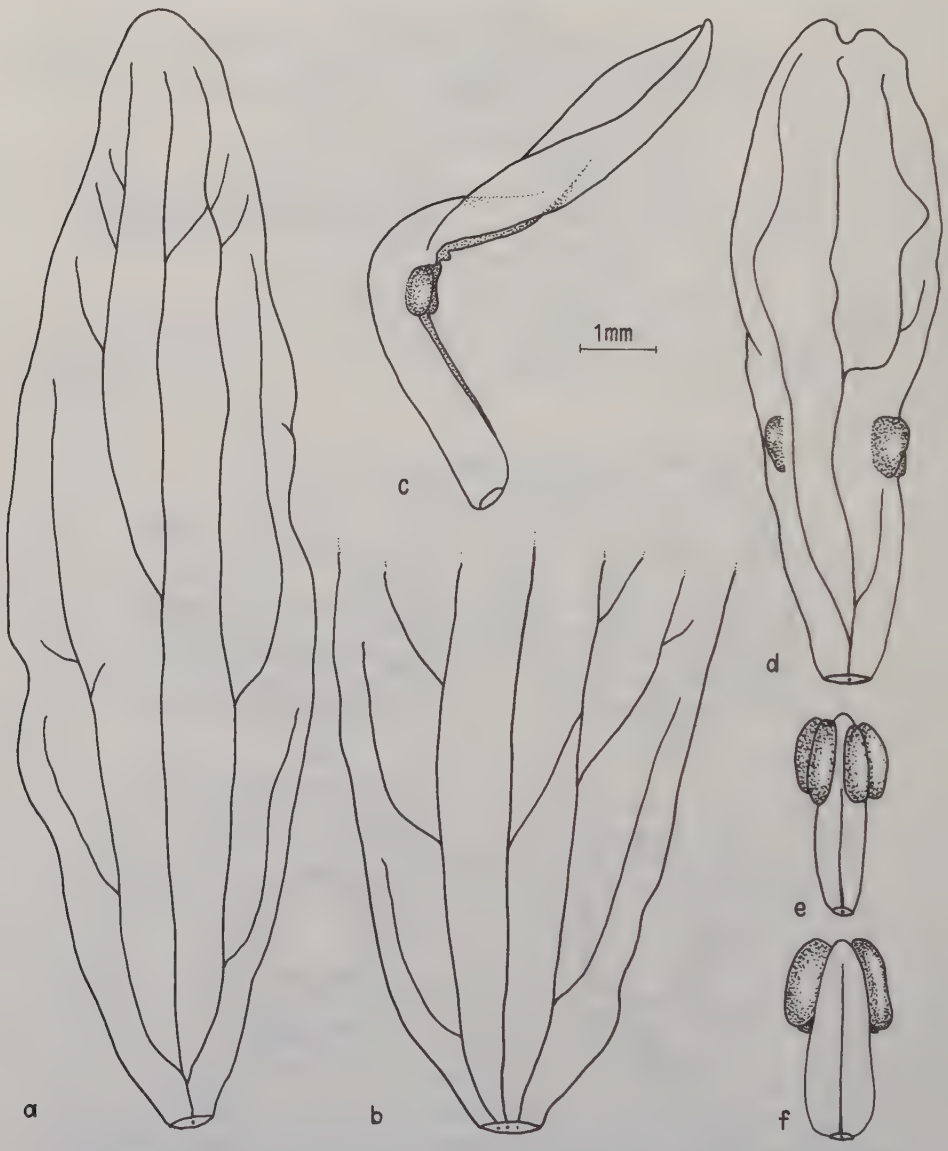


Abb. 55. *Drimys winteri*. a inneres Petalum; b unterer Teil eines äußeren Petalums; c halbverlaubtes Staubblatt von der Seite gesehen; d dasselbe Blatt ausgebreitet in Ventralansicht; e Stamen, abaxiale Seite; f Stamen, adaxiale Seite.

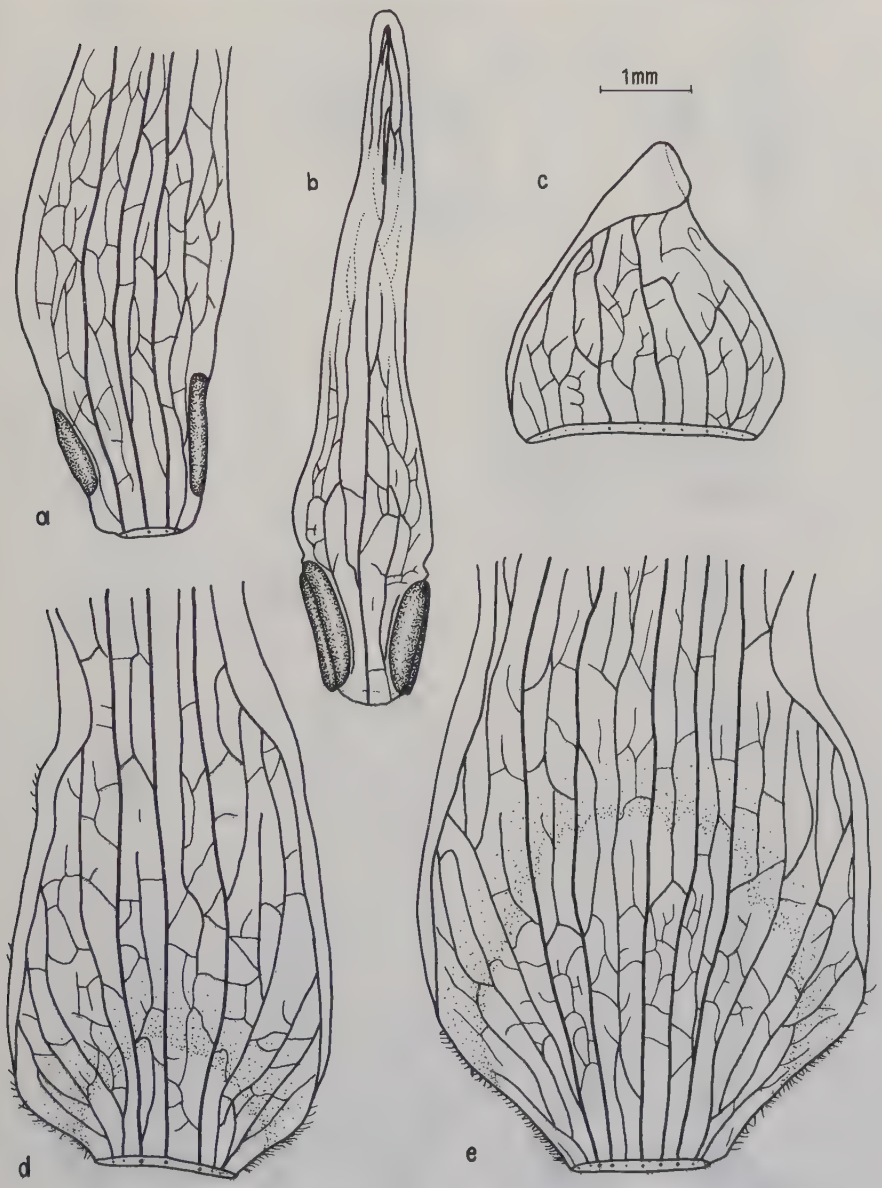


Abb. 56. *Polyalthia longifolia*. a verlaubtes Staubblatt, unterer Teil; b verlaubtes Staubblatt, im oberen Teil nicht alle Nerven eingezeichnet, Dorsalansicht; c Sepalum; d unterer Teil eines äußeren Petalums; e unterer Teil eines inneren Petalums.

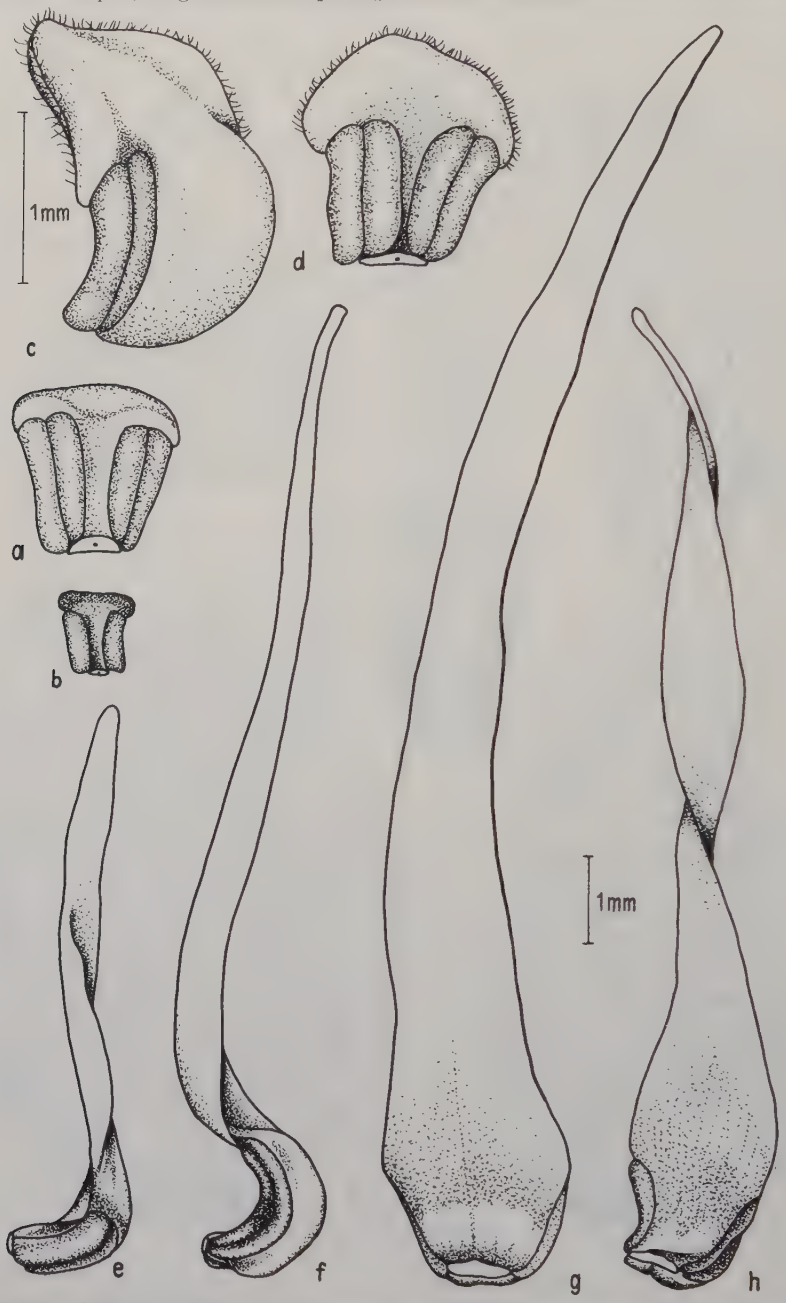


Abb. 57. *Polyalthia longifolia.* a typisches Staubblatt, Dorsalansicht; b Staubblatt in Ventralansicht, schwächer vergr., im gleichen Maßstab wie e—h; c Staubblatt mit verbreitertem und verlängertem Konnektiv; d Staubblatt mit ausgewachsenem Konnektiv; e—h weitere Zwischenformen zwischen Staub- und Kronblättern mit mehr oder weniger deutlich ausgebildeten Pollensäcken an der Basis.

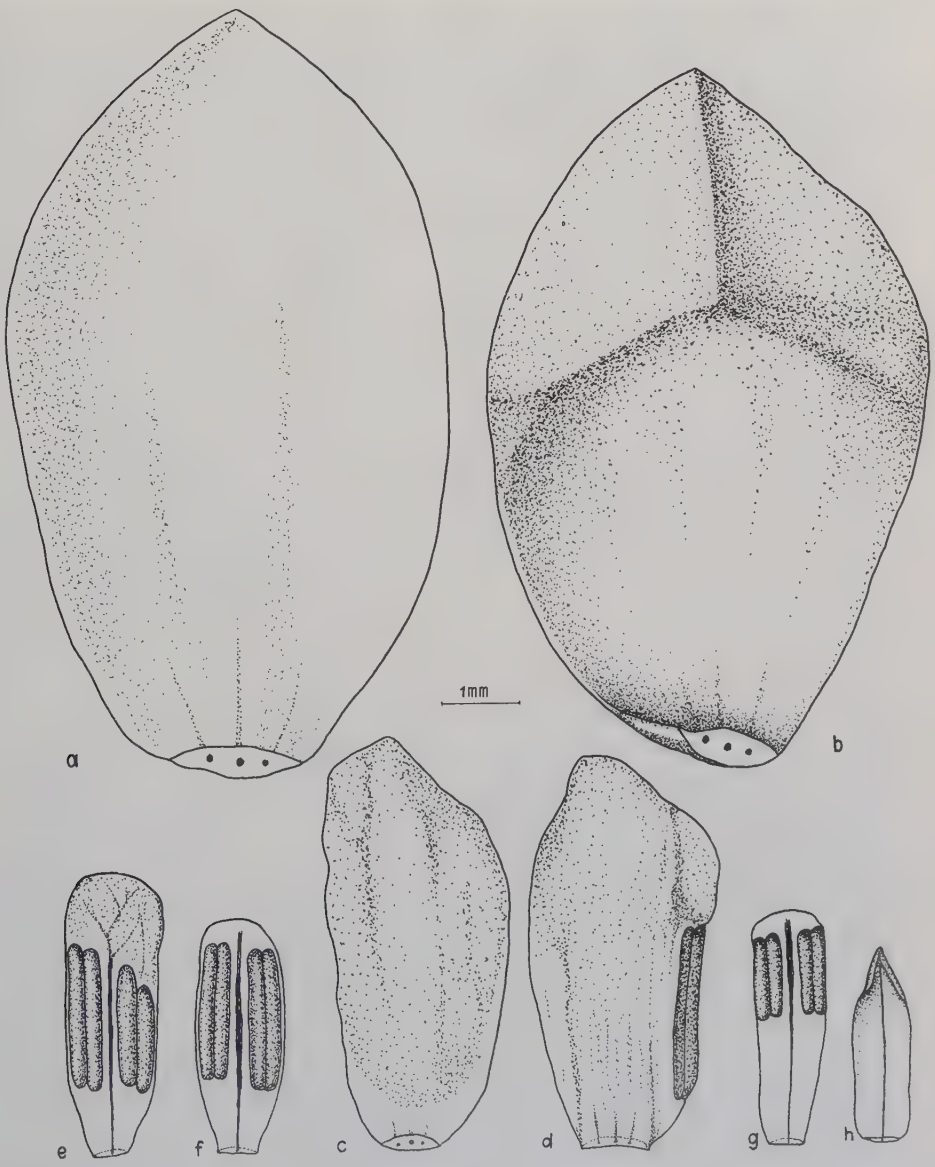


Abb. 58. *Anaxagorea pachypetala*. a äußeres Petalum; b inneres Petalum; c zusätzliches Petalum in Ventralansicht; d ähnliche Form wie bei (c) mit 2 Pollensäcken, in Dorsalansicht; e äußeres Staubblatt mit verlängertem Konnektiv; f mittleres Staubblatt; g inneres Staubblatt (e—g in Dorsalansicht!); h Innenstaminodium.

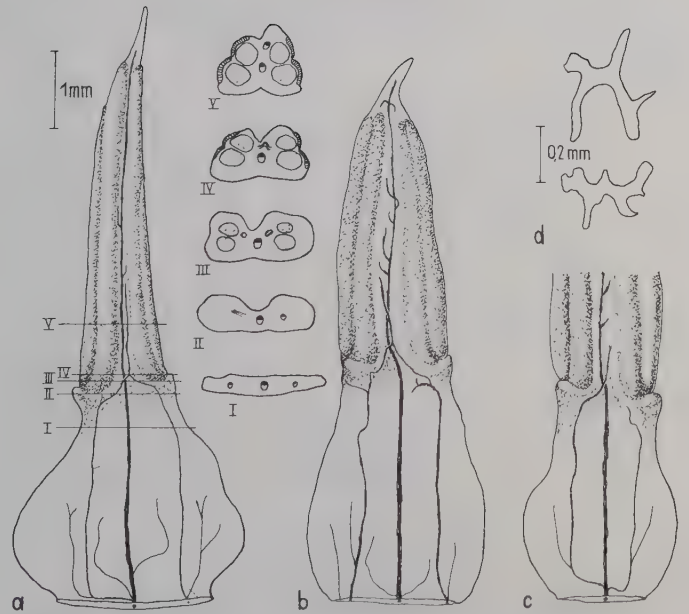


Abb. 59. *Eupomatia laurina*. a Stamen, I—V Querschnitte des Staubblattes; b, c weitere Stamina mit anderer Nervatur, Antheren durch Präparation abgeflacht; d Idioblasten aus dem Gewebe der Kalyptra.

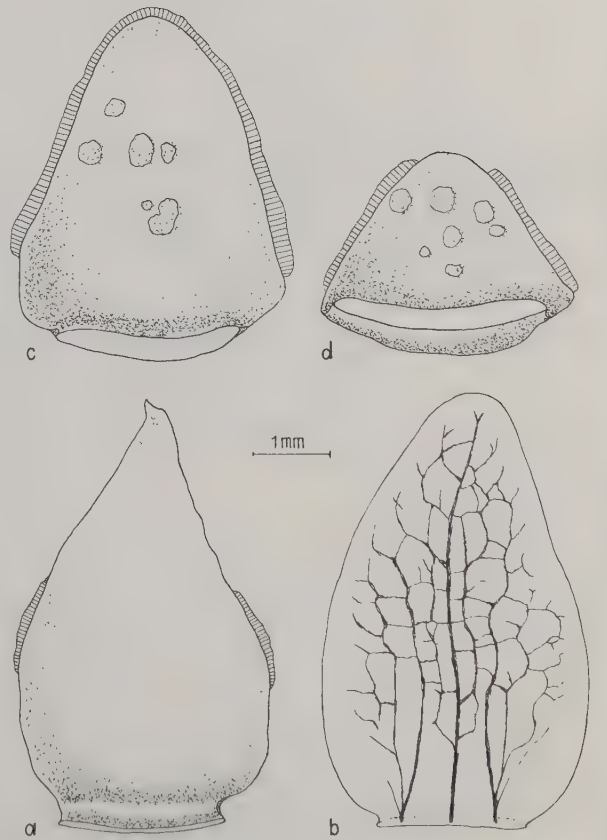
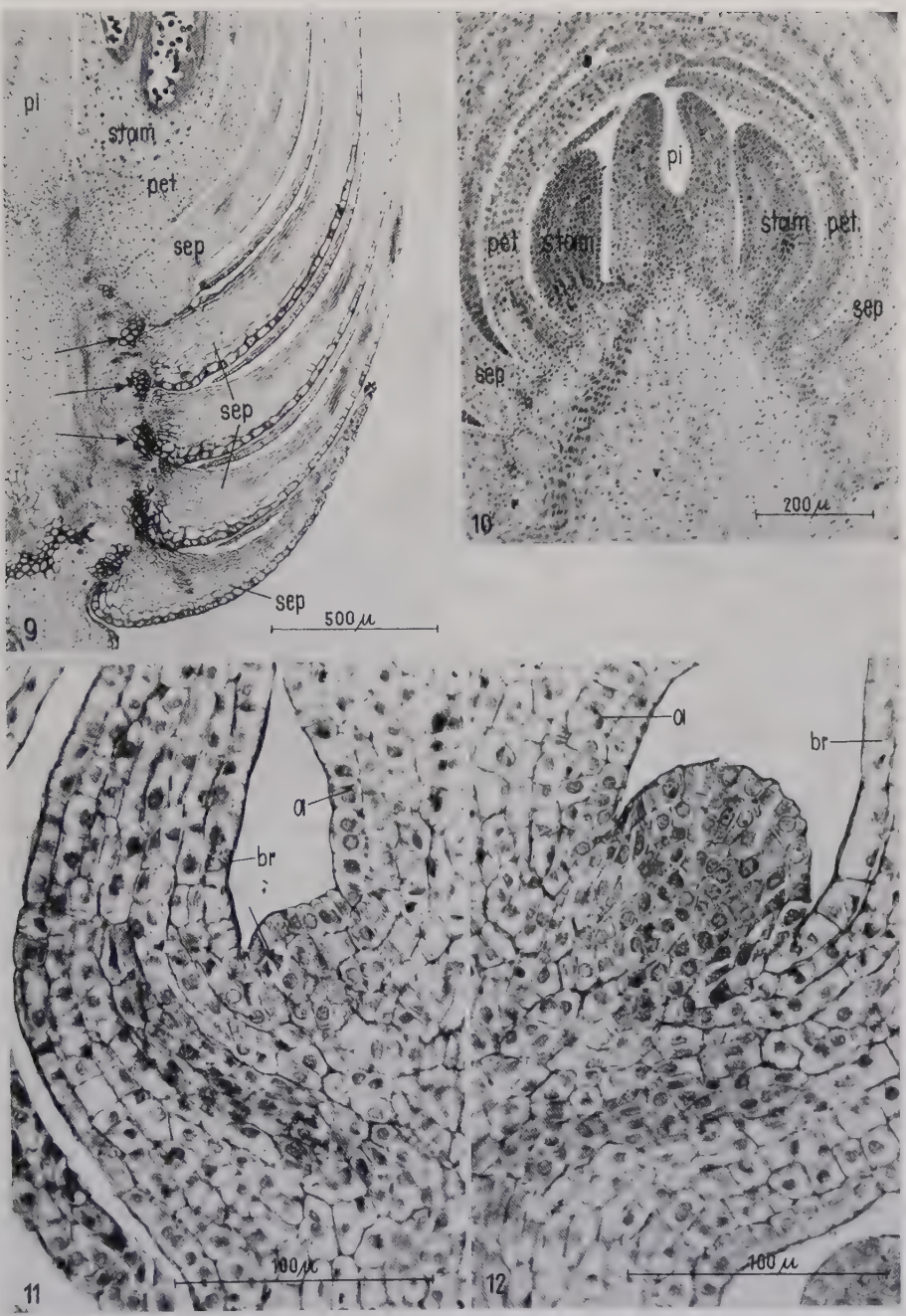
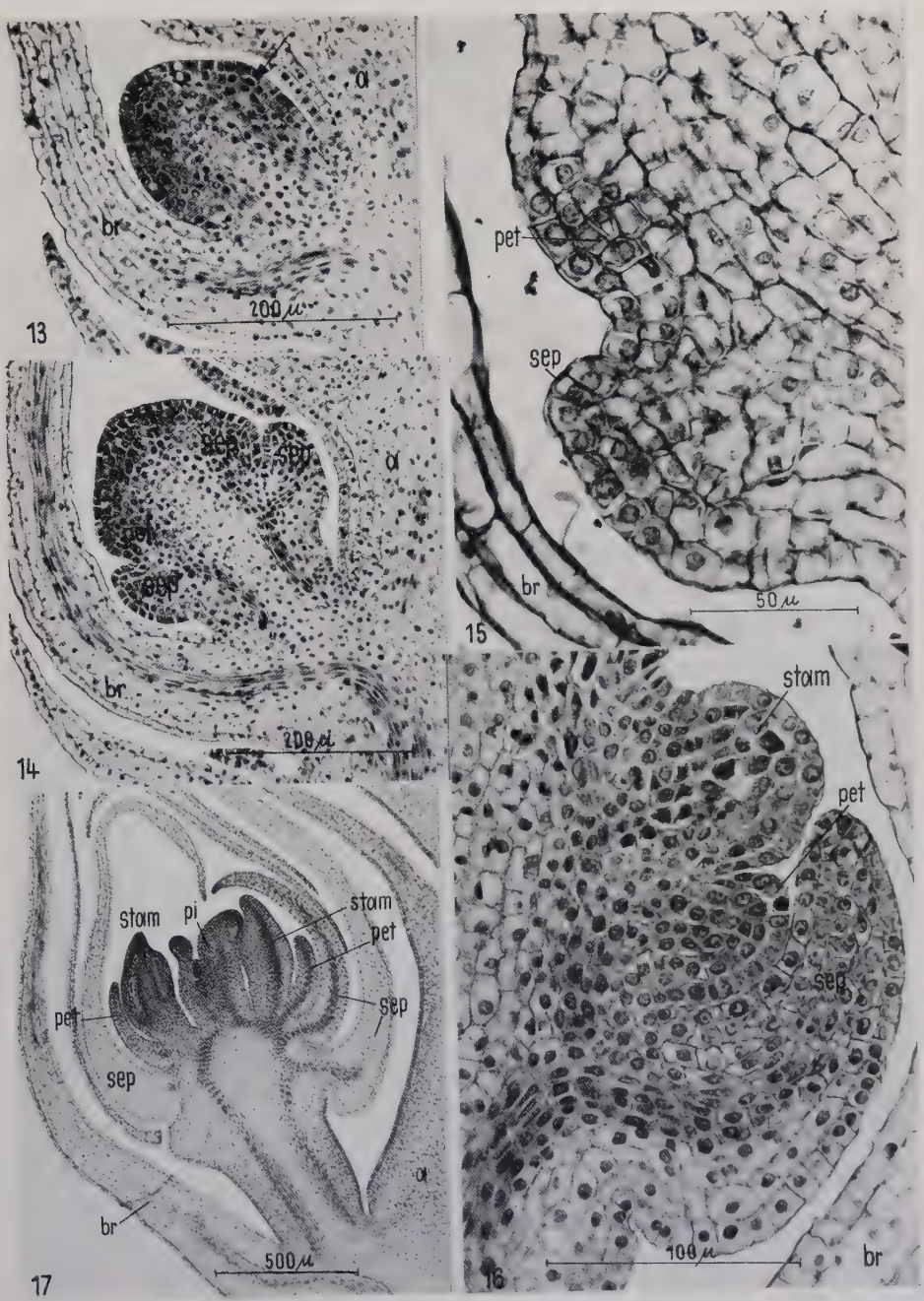


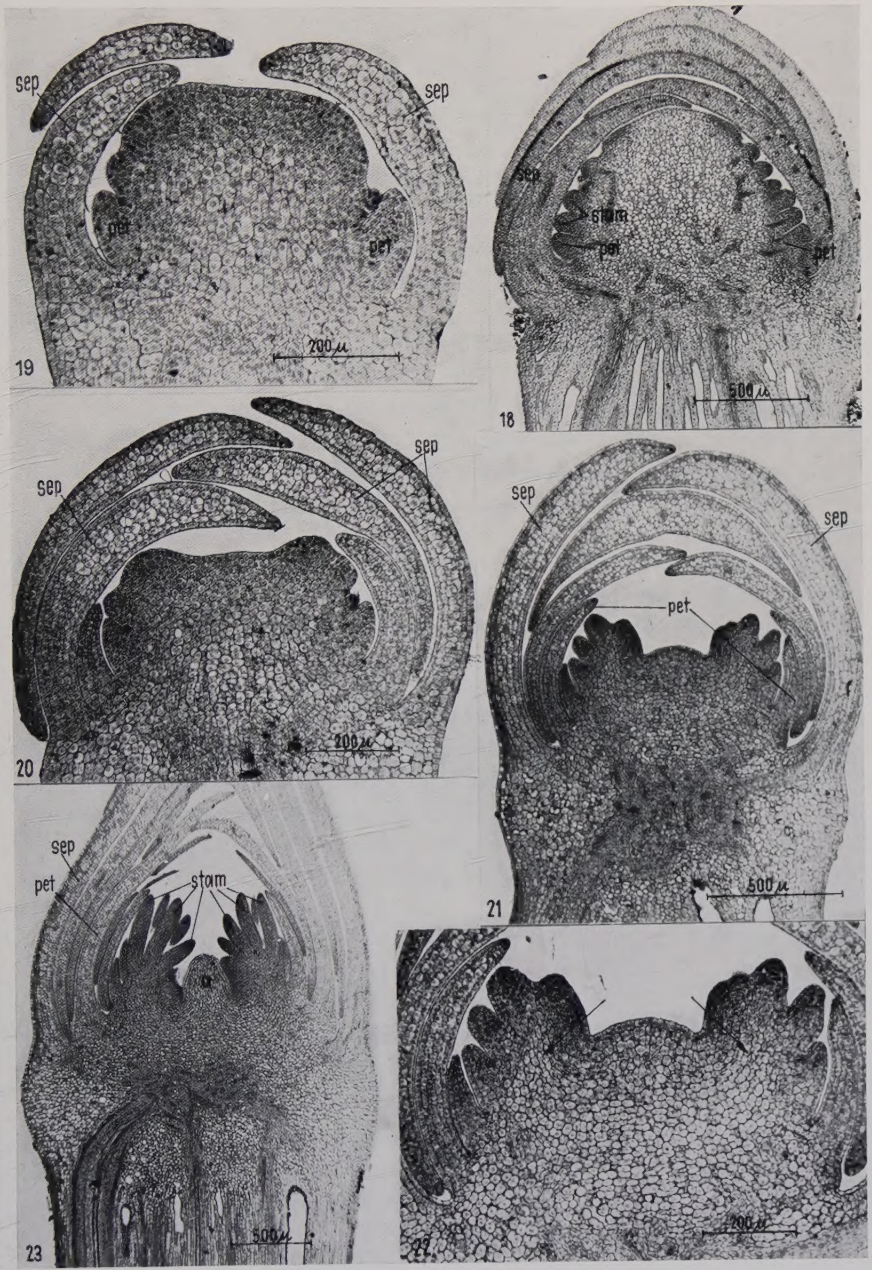
Abb. 60. *Eupomatia laurina*. a äußeres Innenstaminodium mit Futterhaaren am Rand; b mittleres Innenstaminodium, aufgehellt; c mittleres Innenstaminodium mit Futterhaaren am Rand und auf der Innenseite; d inneres Innenstaminodium, Futterhaare wie bei (c) verteilt.



P. Hiepko: Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth.



P. Hiepko: Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth.



P. Hiepko: Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth.

Lebenslauf

Am 16. Dezember 1932 wurde ich als fünftes Kind des kaufmännischen Angestellten Gustav Hiepko und seiner Ehefrau Lina, geb. Jennes, in Quedlinburg geboren.

Die Grund- und Oberschule besuchte ich in Quedlinburg. Meine Reifeprüfung legte ich dort im Sommer 1951 ab.

Am 1. September 1951 wurde ich als Lehrling in das Institut für Pflanzenzüchtung Groß-Lüsewitz, Kreis Rostock, aufgenommen. Nach zweijähriger Lehrzeit legte ich die Prüfung für landwirtschaftlich-technische Assistenten ab.

Danach begann ich im Wintersemester 1953/54 mein Studium an der Freien Universität Berlin mit den Fächern Botanik, Zoologie und Chemie. Meine Lehrer waren in dem Fach Botanik die Herren Professoren Werdermann und Eckardt (Pflanzensystematik und -morphologie) sowie Herr Professor Drawert und Frau Professor Thielke (Pflanzenphysiologie) und Herr Professor Schmidt (Mikrobiologie); in dem Fach Zoologie die Herren Professoren Ulrich, Herter und Günther und in dem Fach Chemie Herr Professor Lautsch.

Mein Studium wurde durch ein Urlaubssemester unterbrochen, in dem ich in württembergischen Wäldern standortskundliche Kartierungen durchführte.

Im Juli 1959 absolvierte ich das Staatsexamen für das höhere Lehramt mit den Fächern Biologie, Chemie und Philosophie.

Vom Sommersemester 1959 ab war ich im Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin als wissenschaftlicher Hilfsassistent tätig.

Die vorliegende Dissertation wurde von dem Direktor dieses Institutes, Herrn Professor Dr. Th. Eckardt, angeregt und gefördert.

Im März 1962 wurde ich mit der Verwaltung der Stelle eines wissenschaftlichen Assistenten an dem gleichen Institut beauftragt.

Berlin-Steglitz, den 20. Juli 1964